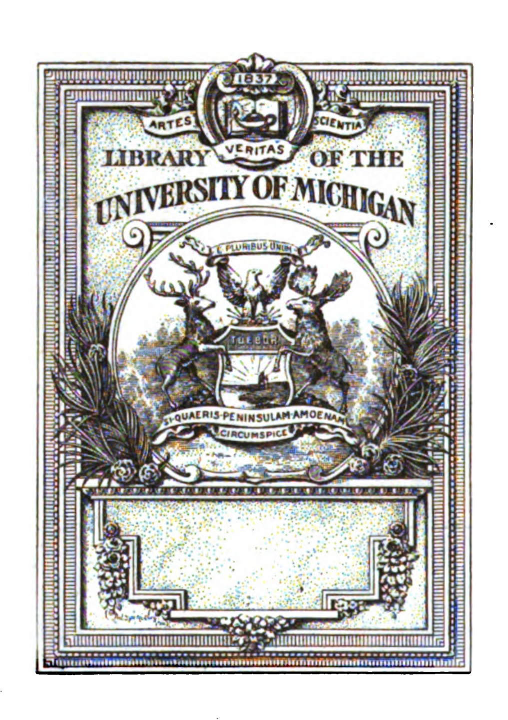
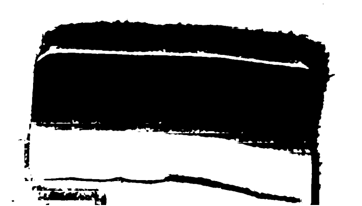

1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Zwanzigster Band.

Mit 28 zum Theil farbigen Tafeln.

Berlin, 1889.

Verlag von Gebrüder Borntraeger.

Ed. Eggers.

Inhalt.



Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Verzeichniss der Tafeln.

Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen
(Rhinanthus minor Ehrh.).

Von

Ludwig Koch.

Hierzu Tafel I.

Wir wissen zur Zeit noch nicht, welche Rolle in dem Haushalt der parasitischen, chlorophyllhaltigen Rhinanthaceen der Parasitismus spielt. Es bleibt festzustellen, ob derselbe von den hierhergehörigen Pflanzen, speciell zunächst der in der Ueberschrift genannten, nur nebenher betrieben, die Ernährung somit grössten Theils normal, durch Wurzeln und Wurzelhaare vermittelt wird, oder ob er, unter mehr oder minder vollständigem Ausschluss einer derartigen direkten Stoffaufnahme, eine Nothwendigkeit ist.

Ferner sind die den Parasitismus begleitenden Ernährungsvorgänge keineswegs genau bekannt. Zu ihrer Klarstellung bedarf es des eingehenden Studiums der intramatrikalen Entwickelung des Haustoriums, besonders insoweit diese zu dem als Nährquelle dienenden Nährgewebe, speciell dessen Stoffleitungsbahnen, in Beziehung steht. Hierfür reichen die seither üblichen, nur an einer Stelle durch das Saugorgan geführten Schnitte keineswegs aus. Dieses musste vielmehr durch Herstellung lückenloser Schnittserien der verschiedensten Schnittrichtungen der Beobachtung in vollstem Maasse erschlossen werden. Ebensowenig genügt es, Haustorien, wie das seither der Fall war, nur zu einer bestimmten Zeit, nach Eintritt der Pflanze in die Blüthe, zu untersuchen. Die Vegetation, vor Allem die Wurzelthätigkeit, nähert sich da bereits ihrem Ende, der

anatomische Befund giebt keine sicheren Aufschlüsse mehr über frühere Verhältnisse. Von dem Beginn der Vegetationszeit bis zum Schlusse müssen die Haustorien in Betracht gezogen werden.

Das ist auch für eine dritte, seither völlig ausser Acht gelassene Frage, diejenige nach dem Verhalten der Nährgewebe in Folge der Ansiedlung des Parasiten, von Bedeutung. Neben dem Interesse, das diese Frage selbst bietet, ist sie für eine andere, diejenige, ob nicht auch der Saprophytismus eine, wenn auch nur untergeordnete Rolle spielt, von Wichtigkeit. Für die Möglichkeit eines solchen sprach das Verhalten einer verwandtschaftlich sehr nahe stehenden Pflanze [1]).

Die Cultur der hier in Frage kommenden Rhinanthaceen ist schon vielfach ohne Erfolg versucht worden. Decaisne [2]), der Entdecker des Parasitismus dieser Pflanzen, berichtet bereits von der Unmöglichkeit ihrer Aufzucht in Gärten. Kunze [3]) ist es trotz mehrfacher Versuche nie geglückt, Pflanzen der drei Gattungen Alectorolophus, Melampyrum und Odontites aus Samen zu ziehen. Auch Graf zu Solms-Laubach [4]) spricht von mehrfach erfolglos versuchten Culturen. Demgegenüber haben die Mittheilungen von Henslow [5]) Interesse. Nach ihnen verhalten sich die Keimlinge von Rhinanthus verschieden, je nachdem sie mehr oder weniger entfernt von anderen Pflanzen wachsen. Ein dicht an Weizen stehendes Exemplar entwickelte sich normal. Entfernter stehende dagegen blieben sehr klein, sie verwelkten mit Ausnahme von zweien ohne zu blühen. Auch diese beiden je eine Blüthe treibenden Pflänzchen gingen ohne Samen anzusetzen ein.

Zur Klarstellung dieser Verhältnisse, ferner zur Erlangung des nach dem Obengesagten nöthigen Untersuchungsmaterials wurden im

---

1) L. Koch, Ueber die direkte Ausnutzung vegetabilischer Reste etc. Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1887, p. 350.

2) Decaisne, Sur le parasitisme des Rhinanthacées. Annales des sciences naturelles, III. Ser., Tom. VIII, 1847, p. 5.

3) Kunze, Bot. Zeitung, 1848, p. 25, Anm. 2.

4) H. Graf zu Solms-Laubach, Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. VI, p. 570.

5) Henslow, Gardener's Chronicle No. 39, 1848. Vergl. Bot. Zeitung, 1849, p. 16.

Juni 1887 die kurz zuvor gesammelten Samen von Rhinanthus minor folgendermaassen ausgesäet:

Sechs Töpfe mit humoser Erde erhielten nur die Samen der Versuchspflanze. In sechs weitere Töpfe kamen gleichzeitig Gras- und Rhinanthussamen. Sechs andere Töpfe endlich wurden mit einer alten Grasnarbe bepflanzt, auf welche die Samen des Parasiten Aussaat fanden.

Im Laufe des Jahres keimte nun überhaupt keine der Versuchspflanzen. Erst im nächsten Frühjahr fand die Keimung statt, und zwar bei sämmtlichen Culturen so reichlich, dass nur wenige der ausgesäeten Samen ausgeblieben sein können. Besonders in den Töpfen ohne Wirthspflanze zählten die Keimlinge nach hunderten.

Von demselben Saatmaterial wurde nun Ende April 1888 eine neue Aussaat gemacht. Bis Mitte Juli war dieselbe ohne Erfolg.

Die Samen von Rhinanthus sind bezüglich ihrer Keimung somit von der Nährpflanze unabhängig, sie bedürfen dagegen entweder eines langen Liegens im Boden, oder sie keimen — und das scheint das Wahrscheinlichere zu sein — nur im ersten Frühjahr. Sicher lässt sich letzteres erst an dem Schicksal der neuen Aussaaten feststellen. Jedenfalls erklären die Saatversuche bereits, weshalb verschiedene der oben genannten Forscher zu einem negativen Ergebniss gelangten.

Verfolgen wir jetzt die Entwickelung der jungen Keimpflanzen und zwar zunächst diejenige der Culturen, welche ohne jeden Wirth, sowie die, welche auf alter Grasnarbe eingeleitet wurden.

Während der drei ersten Wochen nach der Keimung machten die jungen Pflänzchen der beiderlei Aussaaten so ziemlich dieselben Fortschritte. Dann tritt bei den ohne Nährpflanze gezogenen ein Stillstand ein, während die mit solchen versehenen ungestört weiterwachsen. Erstere waren etwa fünf Centimeter hoch. Letztere erreichen und erhalten nach und nach die normale Grösse und Form; sie treten Mitte Mai in die Blüthe und beenden unter reichlicher Samenbildung ihren Entwickelungsgang ungefähr Anfang Juni. Embryo und Endosperm der Samen werden vollständig normal ausgebildet.

Bei einigen Töpfen der ohne Nährpflanze gezogenen Keimlinge

wurden diese schon früh und zwar so ausgepflanzt, dass Gruppen von 15—20 Exemplaren vereinzelt standen. In den Gruppen sowohl wie in den unberührt gebliebenen Töpfen begannen die Keimpflanzen nach den ersten drei Wochen zu kränkeln. Die Blätter verloren das frische Grün und wurden missfarbig. Die Untersuchung der unterirdischen Theile ergab, dass die Einzelexemplare sowohl untereinander, als an sich selbst vermittelst zahlreicher Haustorien in Verbindung standen.

Dass die Verbindung thatsächlich dem Parasitismus dient und dieser von einem gewissen praktischen Erfolg begleitet ist, ergab das fernere Verhalten der Culturen und besonders derjenige Theil derselben, bei dem die Auspflanzung in Gruppen stattgefunden hatte. Meist nur ein Pflänzchen einer solchen Gruppe entwickelte sich auf allerdings kärgliche Weise weiter. Dasselbe erreichte eine Höhe von höchstens 8 Centimeter (Taf. I, Fig. 1 a—b—c) und bildete nur eine Blüthe, aus welcher allerdings nur in wenigen Fällen Samen hervorgingen. Die letzteren hatten dann wenig oder fast kein Endosperm, ihre Keimkraft lässt sich bezweifeln.

Das Absterben des blühenden Pflänzchens erfolgte verhältnissmässig spät, oft nachdem die an Wirthen normal entwickelten Pflanzen ihren Entwickelungsgang schon längst beendet hatten. Viel früher dagegen begannen die zurückgebliebenen, nicht blühenden Keimlinge der Gruppen einzugehen. Das geschah successiv und zwar so, dass das letzte überlebende Exemplar (Taf. I, Fig. 1 d—e—f) etwa zur Zeit des Fruchtansatzes des dominirenden Pflänzchens abstarb.

An Gruppen mit einer geringeren Zahl von Keimpflanzen als die oben angegebenen oder an nachweislich vollständig isolirten Exemplaren von Rhinanthus gewahrt man überhaupt keine Blüthenbildung. Die kleinen Pflänzchen gehen nach einer oft verhältnissmässig langen, aber äusserst dürftigen Vegetation ein. In den Gruppen geschieht das ebenfalls successiv und so, dass einzelne Exemplare eine allerdings nur wenig auffallende bedeutendere Höhe erreichen.

Die Erklärung dieser Vorgänge hält nicht schwer. Die Keimlinge entwickeln sich so lange normal, als das ihnen in dem Endosperm des Samens mitgegebene Nährstoffmaterial, und darunter

besonders das eiweisshaltige, ausreicht. Da keine direkte Stoffaufnahme aus dem Boden stattfindet und nur die Blätter in normaler Weise functioniren, so muss bei einer derartig einseitigen Ernährung bald ein Mangel an Eiweisstoffen und damit ein Stillstand in der Entwickelung der Pflanzen eintreten.

Dieser Stillstand wird noch dadurch begünstigt, dass es einzelnen Exemplaren der Gruppen — den dominirenden — gelingt, zu ihren Gunsten den benachbarten einen Theil des noch aus dem Endosperm stammenden Eiweisses zu entziehen. Die so geschädigten Pflänzchen gehen nach entsprechend längerem oder kürzerem Siechthum zu Grunde, während es den dominirenden gelingt, ihr Leben bis zur mehr oder minder vollständigen Durchführung der auch günstigsten Falls sehr kärglichen Fructification zu fristen.

Für eine saprophytische Lebensweise liegen in diesem Falle keine Anhaltspunkte vor. Die Untersuchung der Wurzeln sammt der umgebenden Erde ergab kein Ansaugen der Haustorien an die ziemlich reichlich vorhandenen organischen Reste.

Zu erwähnen blieben noch diejenigen Culturen, bei denen Parasit und Nährpflanze gleichzeitig ausgesäet wurden.

Bekanntlich gelingt es weder leicht noch schnell, Rasen in Töpfen zu einer üppigen Entwickelung zu bringen. Die junge Grasnarbe blieb auch zur Zeit der Entwickelung des Parasiten dünn, sie gab keine diesem genügende Nährquelle ab. Demgemäss wuchsen die Rhinanthuskeimlinge nur langsam heran. Sie blieben schmächtig und ähnelten hierin den dominirenden Exemplaren der oben beschriebenen, ohne Nährpflanze gezogenen Gruppen. Ein Fortschritt war nur insofern zu erkennen, als so ziemlich alle Pflänzchen bei einer Höhe bis zu 10 Centimetern zur Blüthe kamen. Meist entwickelte das Pflänzchen nur eine, selten dagegen zwei Blüthen. Aus diesen gingen Samen hervor, die bezüglich der Qualität und Quantität des Endosperms noch hinter den normalen zurückstanden.

Interessant ist der direkte Einfluss der ungünstigen Ernährung auf die Pflanzenform. Die reichlich mit Chlorophyll versehenen Blätter der ohne Nährpflanze gezogenen Exemplare von Rhinanthus bleiben während der ganzen, oft über zwei Monat dauernden Vegetation auf einer sehr frühen Entwickelungsstufe, derjenigen der kaum

entfalteten Blätter des Keimlings, stehen (Taf. I, Fig. 1). Die Herstellung grosser Assimilationsflächen und die damit Hand in Hand gehende ausgiebigere Assimilation ist, da ihr keine entsprechende Vermehrung der Eiweissstoffe gegenüber steht, kein Bedürfniss. Zur Herstellung einer im Verhältniss zu diesen genügenden Menge von Kohlehydraten genügen die kleinen Blättchen. Mit deren Reduction ist die Ersparniss einer allerdings geringen Menge von Eiweissstoffen verbunden, welche die Pflanze mit zur Fructification verwerthet.

Die letztere überhaupt zu ermöglichen, darauf läuft die ganze Entwickelung des Pflänzchens hinaus. Wir finden eine im Verhältniss zu dem reducirten Pflanzenkörper zu grosse Blüthe, die hinter der normalen nicht sehr wesentlich zurücksteht, sowie an ihr einen Fruchtknoten, der hinsichtlich seiner Grössenverhältnisse demjenigen normaler Blüthen nahezu gleicht. Alles das verleiht der Pflanze ein monströses Aeussere (Taf. I, Fig. 1).

Untersuchen wir jetzt den Wurzelkörper von Rhinanthus.

Die vielfach verzweigten, zum Theil dünnen Wurzeln sind nur sehr spärlich mit Wurzelhaaren versehen. Das steht im Einklang mit den Resultaten der oben beschriebenen Culturversuche, nach denen von einer in's Gewicht fallenden direkten Stoffaufnahme seitens der Wurzeln nicht die Rede sein kann. Die Ernährung, insoweit sie hier in Betracht kommt, wird durch die Haustorien vermittelt.

Die Entstehung der letzteren, die erste Anlage an die Nährwurzel und deren Ursachen sind im Grossen und Ganzen übereinstimmend mit Melampyrum. Ich kann daher hierfür auf die früher von mir gegebene Darstellung verweisen [1]). Hervorgehoben sei hier nur, dass die erste Entwickelung, wie dies auch neuerdings anderweitig angegeben wird [2]), eine exogene ist. Die Gewebe der Mutterwurzel gehen local in die Neubildung — den haustorialen Höcker — über, der erst konisch ist, später aber unter Abrundung zu einem kleinen Knöllchen wird.

Ein Unterschied gegenüber Melampyrum besteht in der Befestigungsweise des Höckers an der Nährwurzel. Während sich der-

1) Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1887, p. 352 ff.

2) Leclerc du Sablon, Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites (Rhinanthées et Santalacées). Annal. des sciences natur. Sér. VII, Tom. VI, No. 2, 1887, p. 90.

selbe bei letzterer Pflanze an dem Scheitel vermittelst haarähnlicher Zellen an das zu ergreifende Object klammert, hier eine Zange bildend, ist bei Rhinanthus die zu dem gleichen Zwecke und an dem gleichen Orte hergestellte Zange eine massivere. Nicht Haare, sondern eine dem Zellgefüge nach an die Integumente stärkerer Samenknospen erinnernde Bildung packt die Nährwurzel und leitet deren Umwallung ein.

Diese wird an monocotylen Wurzeln vollständig, an dicotylen nur theilweise durchgeführt.

An dem Scheitel des haustorialen Höckers sind die im Contact mit der Nährwurzel stehenden Oberflächezellen stark in einer zu dieser tangential verlaufenden Richtung gedehnt. Eine der Zellen, ungefähr die den ursprünglich freien Scheitel des Höckers markirende, zeigt nun an ihrer Aussenwand eine leichte Ausstülpung der Membran. Hier wächst die Zelle unter fortgesetzter Verlängerung und Verbreiterung der Ausstülpung intercellular in die Nährrinde ein und schiebt deren local isolirte Zellen bei Seite.

War die Nährwurzel eine dicotyle — die eigenen Wurzeln von Rhinanthus, welche, wie wir oben sahen, von Haustorien derselben oder einer benachbarten Pflanze befallen werden können, nicht ausgenommen —, so entwickelt sich der eingedrungene Zelltheil zu einem nach und nach an Breite zunehmenden, bis gegen und in das Nährgefässbündel vordringenden Schlauch. Hier angekommen, theilt sich derselbe vielfach quer und dann längs. Letzteres so, dass an der Eintrittsstelle in den Wirth die grössere Theilungsintensität zu finden ist, die dann auch auf diejenige Zelle sammt unterstellten Formen übergreift, von der aus der erste Angriff auf die Nährwurzel ausging. Centrale Zellen des haustorialen Höckers betheiligten sich ebenfalls durch Theilungen.

Immerhin sind diese Zelltheilungen zunächst nicht so zahlreich und die Zellvergrösserung der neuen Zellen nicht so beträchtlich, als dass hierdurch die ursprüngliche Form des eingedrungenen Gebildes sehr wesentlich verändert würde. Dasselbe stellt einen an die Schlauchform noch erinnernden schlanken Kegel dar, dessen in das Nährgefässbündel eingeschaltete Spitze nicht selten unter Herstellung kleiner schlauchartiger Ausstülpungen Anschluss an die Nährgefässe und den Weichbast erhält.

Ein Dickenwachsthum, besonders an dem basalen in den haustorialen Höcker übergehenden anderen Ende, findet allerdings später statt. Die Nährrinde wird hier mehr und mehr auseinandergedrängt, bleibt aber als solche am Leben und wird nicht, wie wir dies an monocotylen Wurzeln noch sehen werden, seitens der die Umwallung der Nährwurzel vollziehenden Auswüchse des haustorialen Höckers zusammengedrückt und zum Absterben gebracht.

Mehr als die dicotyle Nährwurzel interessirt uns die monocotyle, auf die unsere Pflanze ja fast ausschliesslich angewiesen ist. Der erste Eintritt einer Zelle des Scheitels des Höckers in die Nährrinde vollzieht sich wie bei der dicotylen Wurzel. Sehr bald tritt aber die Schlauchform des eingedrungenen Gebildes mehr zurück, weil, wahrscheinlich in Folge der meist festeren Nährrinde, der parasitische Eindringling nur langsam vorgehen kann und sich früher quer und längs theilt.

Die intercellular vorgehende Endzelle hat dabei häufig eine an die Scheitelzellen mancher Kryptogamen erinnernde Form. Noch ehe sie an die Endodermis der Nährwurzel gelangt, gewinnt der basale, in der Eintrittsstelle befindliche Theil unter fortgesetzter Längstheilung eine wesentliche Verbreiterung. Die Nährrinde wird hier, an der Uebergangsstelle des eingedrungenen nunmehrigen Zellkörpers in den extramatrikalen Höcker, dessen centrale Zellen sich ebenfalls längs theilen, auseinandergetrieben. Dabei giebt schliesslich die vorgegangene Endzelle des Zellkörpers ihre seitherige dominirende Stellung auf und wird Glied einer dem Dermatogen nicht unähnlichen Hautschicht.

In der Nährrinde liegt dann eine mit dem Scheitel die Endodermis tangirende Art von Vegetationspunkt, der an denjenigen der Stammtheile solcher Pflanzen erinnert, welche auf der Uebergangsstufe von dem Scheitelzellwachsthum zu dem periblematischen Wachsthum stehen.

Die Aussenwand einer Zelle des Scheitels dieses Vegetationspunktes berührt dann die dünne Aussenwand einer Endodermiszelle der Nährwurzel und drückt sie, unter Herstellung einer Ausbuchtung, an die Innenwand. Hier, an einer Stelle, an welcher die Radialwand inserirt war, also intercellular, erfolgt die Perforation der Endodermis. An der Ausbuchtung der vorgehenden Zelle

entsteht eine zweite kleinere, die sich zu einem zunächst ebenfalls sehr kleinen, in das Nährholz tretenden Schlauch entwickelt; dieser dringt gleichfalls intercellular zwischen den Holzzellen vor, um sich nach inneren Theilen des Nährgefässbündels zu begeben.

Besonders interessant sind diese Vorgänge, weil das eindringende Schlauchgebilde ein so äusserst zartes, das Gefässbündel des Wirthes ein festes, zumeist aus oft stark verdickten Holzzellen zusammengesetztes ist.

Einmal zwischen die Endodermis und in die angrenzenden Holzzellen eingeschoben, erweitert sich der vorgegangene Schlauch so, dass das an seiner einen Seite liegende Endodermisstück verschoben und nach der Nährrinde zu gedrückt wird. Hierbei löst es sich entweder von dem darunter liegenden Holze los, oder es nimmt von diesem ein oder zwei Lagen mit. In beiden Fällen entsteht ein zunächst kleiner Hohlraum.

Derselbe wird in Folge des ferneren Verhaltens des Schlauches vergrössert, der sich, vorzugsweise an der Eintrittsstelle in das Nährgefässbündel, verbreitert und dementsprechend auch Quer- und Längswände einschiebt. Diese werden besonders an der letztgenannten Stelle eingeschaltet. Die hier entstehenden Tochterzellen veranlassen durch ihr Wachsthum in die Breite eine weitere Verschiebung des abgespaltenen Endodermis- und Holzstückes nach Aussen.

Das geschieht in dem Maasse, als die Spitze des Gebildes in dem Nährholze vordringt. Dessen Endzelle bleibt, so lange sie activ vorgeht, einzellig und schlauchförmig. Unterstellt ist ihr zunächst eine einmal längs getheilte, dann eine mehrfach in dieser Richtung gespaltene Zelle. Ausserhalb der Endodermis schliesst sich zunächst die ebenfalls mehrfach längs getheilte Zelle an, von welcher der Angriff auf das Nährgefässbündel ausging.

In dieses eingeschaltet treffen wir somit einen keilförmigen Zellkörper. Dessen Spitze liegt etwa in dem Centrum der Wurzel.

Das weitere Vordringen ist gegenüber dem früheren jetzt wesentlich erleichtert. Durch das Dickenwachsthum basaler Theile des Keils erfolgt eine mechanische, oft bis zu der der Eintrittstelle gegenüber liegenden Partie der Endodermis reichende Sprengung der Holzelemente. Die vorgehende Schlauchzelle braucht jetzt nur in die entstandene Lücke hineinzuwachsen und sie auszufüllen.

Anders verhielt es sich bei dem ersten Eindringen in den geschlossenen, von einer festen Endodermis zusammengehaltenen Holzcylinder. Dessen Spaltung seitens einer so schwachen parasitischen Zelle ist auf rein mechanischem Wege nicht denkbar. Chemische Einflüsse müssen hier mitgewirkt haben, und in der That lassen sich deren Spuren nicht verkennen.

Schon bei der einseitigen Abhebung eines Endodermis- und Holzstückes — der Einleitung des Spaltungsvorganges — bemerkt man, dass sowohl direkt mit der Schlauchzelle in Contact stehende, als auch angrenzende Holzzellen aufgequollene Membranen besitzen. Die Quellung kann so weit vorschreiten, dass das Lumen der Zelle vollständig schwindet.

Ganz besonders deutlich sind diese Vorgänge an den allerdings erst später entstehenden haustorialen Auswüchsen zu verfolgen. Taf. I, Fig. 8 zeigt, wie ein solcher (bei i) in innigem Contact mit der aufgequollenen Mittellamelle benachbarter Holzzellen steht. Wächst der Auswuchs in diese jetzt leicht durchdringbare Lamelle, so gelingt es ihm unschwer, die zugehörigen sowie die anstossenden Zellen zurückzudrängen.

Aehnlich kann man sich den Vorgang bei dem ersten Eindringen der Schlauchzelle in das Nährgefässbündel vorstellen. Ist diese in die aufgeweichten Mittellamellen der Endodermis und Holzzellen erst einmal eingedrungen, so können unter Verbreiterung der Zelle, also auf mechanischem Wege, Theile des Bündels nach Aussen gedrückt werden. Damit ist der Zusammenhalt des Holzcylinders gelockert. Die Absprengung eines Deckstückes erleichtert die vollständige Spaltung des Bündels, die in späteren Stadien grösserentheils mechanisch, durch das Wachsthum des parasitischen Eindringlings, erfolgt.

Besonders da, wo die aufgequollenen Elemente des Holzes mit basalen Theilen des in dieses eingefügten kegelförmigen haustorialen Zellkörpers in Contact stehen, färbt sich die gequollene Masse leicht gelblich und dann gelb. Wahrscheinlich ausgehend von der Flüssigkeit, die sich in den auf die oben beschriebene Weise entstehenden Gewebslücken ansammelt, erfolgen Zersetzungsvorgänge der Quellmasse. Bacterien treten auf, die Masse wird zum Theil verflüssigt.

Die Zersetzung greift indessen nicht weiter um sich, weil benachbarte Zellen des parasitischen Eindringlings sehr bald in die Lücken sowohl wie gegen die aufgequollene Masse wachsen, diese absorbiren und schliesslich an intacte Nährzellen gelangen.

Das Wachsthum vollzieht sich folgendermaassen:

Zunächst erweitern sich Oberflächezellen basaler Theile des in das Nahrgefässbündel eingeschalteten schlanken Kegels, wobei sie Ausstülpungen nach Art eben in der Anlage begriffener Wurzelhaare herstellen. Anschliessende Innenzellen — die Theilungsprodukte des ehemals schlauchförmigen Eindringlings — nehmen ebenfalls in einer dessen Querdurchmesser entsprechenden Richtung an Grösse zu und vermehren sich durch Einschiebung neuer, noch leidlich regelmässig gestellter Längswände. An der Eintrittsstelle wird das Nährgefässbündel somit noch weiter auseinandergetrieben, als das seither der Fall war. Andererseits geht der schlanke Kegel in einen basal verbreiterten über, der ausserdem an der Spitze abgestumpft erscheint. Von der abgeflachten Spitze, gewöhnlich von der Mitte ausgehend, führt noch eine Schlauchzelle nach dem Centrum des Gefässbündels, oder sie geht selbst über dieses hinaus.

Diesem Schlauche entlang wachsen nun die Zellen der abgeflachten Spitze. Zunächst gleiten die ihm direkt benachbarten, dann die mehr seitlichen unter Spitzenwachsthum herab und zwar so, dass die ersteren bis fast an den Scheitel, die letzteren zunächst nicht ganz bis zu ihm gelangen. Sämmtliche vorgehende Zellen werden zu den Initialen des in das Nährgefässbündel eingefügten Haustoriums. Sie nehmen zunächst die Zersetzungsprodukte der absterbenden Holztheile auf und vollziehen dann den Anschluss an intakte Holz- oder Gefässzellen des Wirthes, sich diesen organisch anlegend.

Centrale Zellen des parasitischen Eindringlings — einerlei ob sie Gefässen oder Holzzellen des Wirthes anschliessen — bilden sich nun unter Längstheilung zu ring- oder netzförmig verdickten Tracheiden aus. Aehnliches geschieht unter Umständen mit der activ vorgegangenen Schlauchzelle, die allerdings, wenn sie ihre Rolle als solche noch weiter zu spielen hat, wenigstens an der Spitze einer derartigen Verdickung entbehrt.

Den Tracheiden an dem Initialkörper des Haustoriums schliessen

ähnliche, in dem in der Nährrinde liegenden Theil des parasitischen Eindringlings entstandene Zellformen an. Es folgen solche in den extramatrikalen Partien, so dass ein centraler Strang hergestellt wird, welcher von der Mitte des Nährgefässbündels durch intra- und extramatrikale Gewebe nach dem Gefässbündel der das Haustorium tragenden Mutterwurzel führt.

In einem derartigen Entwickelungszustand verharrt das Haustorium längere Zeit. Wir finden derartig ausgebildete Organe (vergl. Taf. I Fig. 5) in Mehrzahl zwischen der dritten und sechsten Woche der oberirdischen Vegetation unserer Pflanze.

Seither haben wir uns nur mit dem Bau und der Entwickelung des in Nährrinde und Gefässbündel eingedrungenen Theils der parasitischen Bildung beschäftigt. Wir hätten jetzt auf extramatrikale Partien, auf die von dem haustorialen Höcker hergestellten, die Umwallung der Nährwurzel vollziehenden Auswüchse einzugehen.

Deren Entstehungsort, zum Theil auch die fernere Ausbildung sind, wie bei Melampyrum, von der Lage des Höckers zu der cylindrischen Nährwurzel abhängig. An dem Scheitel entstehen die gegenständigen Auswüchse nur an den Stellen, welche sich nicht in direktem Contact mit der Nährwurzel befinden. Die um diese gelegte Zange (Taf. I Fig. 3 bei W) wird, unter mit der Längsrichtung der Nährwurzel parallel verlaufendem ferneren Wachsthum, zur Rinne, in welcher die ergriffene Wurzel eingebettet liegt (Taf. I Fig. 2 bei H).

Dass im Vergleich mit Melampyrum die beschriebenen Auswüchse massiver sind, wurde bereits erwähnt. Häufig zeigen deren Zellen in der durch die Umwallung der Nährwurzel bedingten Wachsthumsrichtung eine bedeutende Längsstreckung.

Die im Contact mit der Nährwurzelepidermis stehenden derartigen Zellen begnügen sich nun nicht mit einer festen Anlage, sie gehen vielmehr, insoweit sie der oberen Hälfte der Nährwurzel — derjenigen, an welcher das Haustorium eingedrungen ist — anliegen, activ und unter Theilung vor. Der Modus hierfür entspricht einem von mir früher für Orobanche beschriebenen[1]). Einzelne Oberflächezellen zeigen Spitzenwachsthum. Sie treten aus der Fläche in Form

1) L. Koch. Die Entwickelungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg 1887, p. 68.

von Zähnen hervor, die sich intercellular in die Nährrinde einfügen. Einmal in diese gelangt, wachsen die zurückgebliebenen Zellen nach. Das wieder geschlossene Gewebe drückt gegen die Rinde und presst dieselbe jetzt rein mechanisch zusammen.

Mit dem Schwinden der zahnartigen Vorsprünge treten an deren Stelle ziemlich gleichmässig wachsende, den Initialen des in das Nährgefässbündel eingefügten Theils des Haustoriums gleichende Zellformen. Sobald diese weiter vordringen, erhält der zuvor in der Nährrinde isolirte, zuerst eingedrungene und bis gegen die Endodermis gegangene Zellkörper auf beiden Seiten einen Zuwachs, der sich nach und nach auch auf den im Gefässbündel befindlichen Initialkörper erstrecken kann. In einem gewissen Entwickelungsstadium (Taf. I, Fig. 5) finden wir an Stelle der oberen Hälfte der Nährwurzel ausschliesslich parasitisches Gewebe. Dasselbe hat einestheils die obere Hälfte des Gefässbündels des Wirthes auseinandergetrieben, andererntheils die damals noch intacten Partien der Nährrinde derselben Hälfte bis etwa auf das gleiche Niveau zusammengepresst und in eine Borkemasse verwandelt.

Der seitherigen Darstellung lagen vorzugsweise Schnitte zu Grunde, welche quer durch die Nährwurzel und längs durch das Haustorium geführt wurden, letzteres und damit auch den trachealen Strang median treffend (Taf. I, Fig. 5). Derartige Einzelschnitte sind aber für das Studium des Saugorgans nicht ausreichend. Es musste — und das geschah unter Anwendung der neueren Paraffineinbettungsmethoden[1]), deren ich mich in dieser Form zum ersten Mal für meine Untersuchungen bediente — das Haustorium sammt Nährwurzel in 80—100 successive Schnitte von 0,015 mm Dicke zerlegt werden.

Derartige Schnittserien zeigen, dass dem Längsverlauf der Nährwurzel folgend, eine Weiterentwickelung des Saugorgans stattfindet. An beiden Enden trifft man, sowohl bezüglich der die Um-

1) Ueber die Verwendbarkeit dieser Methode in der Pflanzenanatomie und ihre Vorzüge werde ich in einem besonderen Aufsatze berichten. Hier ergreife ich die Gelegenheit, Herrn Hofrath Bütschli und Herrn Prof. Blochmann, durch deren Güte ich Gelegenheit hatte, die in dem hiesigen zoologischen Institut angewandte Paraffineinbettung genauer kennen zu lernen, meinen besten Dank auszusprechen.



wallung der Wurzel vollziehenden Auswüchse, als auch der in Nährrinde und Gefässbündel eindringenden Zellen und Gewebe, Entwickelungsstadien, die, wie der Vergleich lehrt, einzelnen Entwickelungsphasen junger Haustorien entsprechen. Die Serienschnitte geben diese Phasen in lückenloser Folge, sie sind aushülfsweise für die obige Darstellung da herangezogen worden, wo das Material an jungen Haustorien, das ja in derartiger Vollständigkeit kaum zu beschaffen ist, nicht ausreichte.

Die Schnittserien lehren ferner — und das ist in Bezug auf die Ernährung unserer Pflanze von Wichtigkeit — dass seitens des gesammten Haustoriums ein Anschluss weder an die Nährgefässe noch an den zugehörigen Weichbast besonders gesucht wird.

Was zunächst den letzteren anlangt, der bei den hier in Betracht kommenden Nährwurzeln quantitativ überhaupt nicht sehr hervortritt, so lässt sich von einer längere Zeit dauernden Anlage haustorialer Initialen an ihn nichts bemerken. Wo beide Gewebe überhaupt miteinander in Berührung kommen, bleibt das dem Wirthe angehörige nicht intact. In den Leitungsbahnen für Eiweissstoffe machen sich Zersetzungsvorgänge bemerkbar. Die Bastgruppe fällt local dem Untergang anheim, es setzten sich die haustorialen Initialen unter Aufnahme der Zersetzungsprodukte an ihre Stelle.

Bezüglich der Gefässe gilt in Einzelfällen ähnliches. Besonders an der Eintrittsstelle in das Nährgefässbündel, da, wo das Gesammthaustorium berücksichtigt, bald das linke bald das rechte Nährgefäss tangirt wird, quellen nach einiger Zeit die Gefässmembranen auf. Die Quellmasse wird gelb und erscheint, unter Auftreten von Bakterien, flüssiger. Ihre Zerstörung ist eine der in der Zersetzung begriffenen Weichbastgruppe ähnliche.

In anderen, seitliche oder tiefer liegende Nährgefässe betreffenden Fällen kann allerdings eine andauerndere, feste Verbindung haustorialer Initialen mit Gefässelementen hergestellt werden. Das geschieht entweder unter organischer Anlage der Initialen an die Gefässwand oder unter Perforation der letzteren seitens der parasitischen Zelle, die dann als Aussackung in dem Gefäss mündet. Ein gewaltsameres Vorgehen ist indessen nicht ausgeschlossen. Es kommt vor, dass die Initiale die Gefässmembran mechanisch ein-

drückt. Unter Umständen geschieht das so energisch, dass das betreffende Gefässrohr local vollständig verschlossen wird.

In diesen Fällen wäre somit eine Ausnutzung der anstossenden Zellen durch den Parasiten möglich. Dass indessen in Bezug hierauf die Gefässe des Wirthes nichts vor dessen weitaus zahlreicheren Holzzellen voraus haben, zeigt das Verhalten der vordringenden Initialen.

Wir sahen bereits, dass dieselben die Fähigkeit besitzen, theils unter chemischer, theils unter mechanischer Einwirkung zwischen den Holzzellen hindurchzugehen. Ein direktes Wachsthum nach den Nährgefässen wäre somit, falls hinsichtlich der Ernährung auf diese besonderer Werth gelegt wird, möglich. Irgendwie auffallendere derartige Wachsthumsbeeinflussungen zeigen sich nun in Wirklichkeit keineswegs. Wo eine direkte Verbindung mit Nährgefässen hergestellt wird, erfolgt sie mehr gelegentlich, während der Sprengung und Erschliessung der Holzmasse als solcher. Eine Anzahl von Gefässen bleiben sogar häufig völlig unberührt.

Die Gleichwerthigkeit der Holzzellen und Gefässe in Bezug auf die Ernährung ergiebt sich auch aus der Art des Anschlusses des jedenfalls der rascheren Stoffentnahme dienenden, trachealen Stranges des Haustoriums an die Nährzellen. An beiden hier in Betracht kommenden Zellformen findet man die ring- oder netzförmig verdickten Stranginitialen angeschlossen.

In zweiter Linie müssen Schnittserien berücksichtigt werden, welche so geführt sind, dass die Schnitte nicht nur das Haustorium, sondern auch die Nährwurzel längs treffen. In dem vorliegenden Aufsatze soll als das Wichtigste nur das mittlere Glied einer derartigen Serie, welches die trachealen Elemente intra- wie extramatrikaler Theile des Parasiten im Längsverlauf zeigt, beschrieben werden.

Dieser Schnitt lehrt, dass der tracheale Strang da, wo er in das Gefässbündel der Mutterwurzel des Haustoriums — dasselbe war in dem speciellen Fall quer durchschnitten — mündet, eine gegen dieses gerichtete, die Verbindung mit möglichst vielen Gefässen der Mutterwurzel vermittelnde Verstärkung erhalten hat. Die Verbindung wird noch dadurch zu einer innigeren, dass zwischen die Gefässe der Mutterwurzel in der Richtung des Querdurchmessers der letzteren verlaufende, kleine Gefässe eingeschaltet wurden.

Gegen die Mitte des ehemaligen haustorialen Höckers hin ist der tracheale Strang dünn, er besteht hier nur aus zwei Gefässlagen und führt in geradem Verlauf zu den der Reihe zugehörigen intramatrikalen Initialen des Haustoriums. Noch etwas über der ehemaligen Eintrittsstelle des letzteren in der Nährwurzel erfährt indessen der Trachealstrang wieder eine wesentliche Verstärkung. Von hier ausgehend und bis gegen die weiterwachsenden Längsenden des Saugorgans verlaufend, sind Trachealreihen vorhanden, die im Allgemeinen eine schräge Stellung haben.

Diese Reihen enden in oder über den Initialen der Saugfläche. Die letzteren können somit frei von einer gefässähnlichen Verdickung sein. Anderseits besitzen sie aber auch nicht selten eine solche und zwar besonders dann, wenn ihr Wachsthum bereits vollständig abgeschlossen wurde. Hat nur eine theilweise Verdickung stattgefunden, so ist die zu fernerem Wachsthum befähigte Spitze frei von derselben.

Unregelmässigkeiten in dem Gefüge der Reihen sind nicht selten. Sie werden gewöhnlich durch die Vergrösserung benachbarter mehr parenchymatischer Zellen veranlasst. Ferner wären hier diejenigen Tracheiden zu erwähnen, welche quer in die Reihen eingeschaltet sind und in parenchymatischem oder ähnlichem Gewebe enden.

Charakteristisch ist den haustorialen Initialen die aussergewöhnliche Länge, welche oft das Zehnfache der Breite beträgt. Auf unserem Schnitte stellen sich derartige Zellen als aneinandergelagerte schlauchähnliche Formen dar. Dieser Form entspricht zum Theil auch das Wachsthum, das als ein ziemlich selbständiges zu bezeichnen ist. Einzelne Zellen können, unter theilweiser Aufgabe des seitlichen Verbandes, durch Spitzenwachsthum vordringen und liegen dann wenigstens zeitweise isolirt in dem Nährgewebe.

Zu einem Durchwuchern des letzteren, etwa nach Art des Mycels der Pilze oder haustorialer Einzelfäden der Cuscuten führte das indessen in keinem der von mir beobachteten Fälle. Nachbarzellen der vereinzelt vorgegangenen wachsen nach und stellen so eine Art Scheingewebe her.

So lange das Haustorium sich, dem Längsverlauf der Nährwurzel folgend, weiterentwickelt, wachsen, auf dieser weitergleitend, Endzellen des extramatrikalen Höckers zu je einem, nach ober- und unterhalb der Insertionsstelle des Haustoriums befindlichen Nähr-

wurzelpartien gerichteten Vorstoss aus. Diejenigen Zellen eines solchen, welche im Contact mit der Epidermis der Nährwurzel stehen, theilen sich nun senkrecht zu dieser. Von den so entstandenen Derivaten gehen zunächst die nach älteren Theilen des Haustoriums gerichteten, den bereits eingedrungenen Zellen benachbarten unter Spitzenwachsthum gegen den Wirth vor. Das geschieht sowohl einzeln, als auch in Gruppen und zwar unter Benutzung und Erweiterung des durch die früher eingedrungenen parasitischen Zellen hergestellten intercellularen Längsspaltes der Nährwurzel.

In dem Nährgefässbündel angelangt, theilen sich die neuen Ankömmlinge meist nochmals längs. Sie gleichen dann vollständig den hier bereits vorhandenen Initialen älteren Datums. Mit ihnen sind sie in eine leidlich regelmässige Reihe geordnet, die allerdings nicht selten, in Folge des Weiterwachsens mittlerer Initialen, eine schwache Biegung nach Aussen erfährt.

In letzter Linie hätten wir noch Schnittserien zu betrachten, deren Schnittrichtung quer durch intra- und extramatrikale Theile des Haustoriums und ebenfalls längs durch die Nährwurzel führt.

Insoweit der zum Knöllchen erstarkte ehemalige haustoriale Höcker in Betracht kommt, zeigt es sich, dass in dessen trachealen Strang Tracheiden so eingefügt sind, dass sie auf und in ihm stehend mit dem anderen Ende frei in das die Hauptmasse des Knöllchens ausmachende Grundgewebe ragen, die Verbindung mit diesem vermittelnd. Letzteres trägt grösstentheils noch den Charakter von embryonalem Gewebe. Mit Ausnahme der äussersten, zum Theil verkorkten und verborkten Lagen sind die Zellen noch theilungsfähig. Sie machen von dieser Fähigkeit besonders da einen ausgiebigen Gebrauch, wo sie einestheils an den trachealen Strang, anderentheils an das Gefässbündel der Mutterwurzel des Haustoriums stossen. Die Grösse der Einzelzellen nimmt von Innen nach Aussen zu.

Dem trachealen Strang fehlt ausgeprägter Weichbast vollständig. An seiner Stelle liegen Zellen, die in Folge von Theilungen parallel zu der Strangrichtung allerdings schmäler sind als die anstossenden des Grundgewebes.

Ueber der ehemaligen Eintrittsstelle des Haustoriums in die Nährwurzel, an der Stelle, wo die schräg nach den Initialen führenden Trachealreihen dem Centralstrang angefügt sind, steigert sich, unter

Zunahme nach den Initialen hin, die Zahl der oben als quer eingefügt beschriebenen Tracheiden, die hier, der Schnittrichtung entsprechend, im Längsverlauf hervortreten müssen.

Tiefere, bereits in die Nährwurzel eingreifende Schnitte der Serie lassen eine Trennung des zuvor geschlossenen parasitischen Gewebekörpers in einen centralen, zumeist in das Nährgefässbündel eingefügten Theil und in zwei äussere über der Nährrinde befindliche wahrnehmen. Die letzteren sind Querschnitte der in die Umwallung der Nährwurzel eingetretenen Auswüchse des haustorialen Höckers.

Der zunächst zu betrachtende centrale Zellkörper zeigt elliptischen Umriss. In der Richtung der mit der Längsachse der Nährwurzel parallel verlaufenden grossen Achse der Ellipse treffen wir eine meist nicht über zwei Lagen starke, aus quer geschnittenen Tracheiden zusammengesetzte Platte. Die in diese eingefügten, sich längs projicirenden Tracheiden münden in einem umgebenden, gewöhnlich nicht über zwei Lagen starken Gewebe, dessen Elemente, tangential zu dem Nährgefässbündel, sehr stark gedehnt sind.

Noch tiefere Schnitte zeigen ein Zurückgehen dieser Dehnung. Die betreffenden Zellformen werden nach und nach quadratisch. Dabei vereinfacht sich die Trachealplatte; sie ist jetzt nur eine Zelllage stark und rückt mit dem bald darauf folgenden Schwinden der einen, aus quadratischen Formen bestehenden Decklage an die Aussenfläche. Bald schwindet auch die Decklage der anderen Seite. Wir sind in der Region der schlauchförmigen Initialen angelangt. Unter vollständiger oder nur partieller trachealer Verdickung, unter Umständen auch ohne jede solche, schliessen die hier quer durchschnittenen Saugzellen zunächst noch ziemlich fest aneinander an. Dann erfolgt eine Lockerung und zum Theil auch Isolirung. Die Initialen münden endlich, sei es vereinzelt oder in Gruppen, in tiefer liegenden Partien des Nährgewebes.

Betrachten wir jetzt die Querschnitte der die Nährwurzel umschliessenden Zellkörper.

Die äusseren Umrisse derselben sind an basalen Theilen — an der Uebergangsstelle in den haustorialen Höcker — planconvexe. Die convexe Seite ist nach aussen, die plane nach der zusammengedrückten Nährrinde gerichtet.

Nach dieser hin zeigt die Decklage Zellformen, welche den in dem Nährgefässbündel eingefügten haustorialen Initialen gleichen. An Länge hinter der letzteren allerdings etwas zurückstehend, finden sich wieder säulen- bis schlauchförmige Zellen. Ihre Spitze gegen die zerfallende Nährrinde richtend, wachsen sie, zum Theil unter selbständigem Vorgehen einzelner Elemente, noch etwas gegen diese hin.

Der Decklage schliessen successiv an Grösse zunehmende Innenzellen an, welche nach und nach in die verkorkten und oft zusammengefallenen Zellen der convexen Aussenschicht übergehen. Eine Reihenanordnung der Innenzellen unter ihre säulenförmigen Initialen wird nicht selten wahrgenommen.

Wir haben oben gesehen, dass die an der Nährwurzelunterseite angelangten Endzellen der die Umwallung vollziehenden Zellkörper (Taf. I, Sp. Fig. 5) nach Vollendung der Umwallung, also nachdem sie sich gegenseitig berühren, ihr Wachsthum aufgeben. Dasselbe wird an unterstellte benachbarte Innenzellen übertragen, welche sei es vereinzelt, sei es unter Aneinanderlagerung, (Taf. I, Fig. 5 bei F) die entgegengesetzte Wachsthumsrichtung einschlagen und sich wieder nach oben, in die in Zersetzung begriffene Nährrinde, begeben.

An tiefen Schnitten der uns beschäftigenden Serie müssen wir derartige Zellen oder Zellgefüge im Querschnitt treffen. Man findet sie da meist als ein zwei Lagen starkes Scheingewebe, dessen Elemente leidlich in Reihen geordnet sind.

Die eine Reihe verläuft parallel mit dem Nährgefässbündel und ist ihm ziemlich genähert. Die andere erscheint der planen Seite des die Umwallung der Nährwurzel vollziehenden Zellkörpers, speciell dessen Initialplatte, zugewandt. Mit ihr bildet sie einen Längsspalt von ziemlicher Ausdehnung, der zerfallende Rindenmassen enthält. Aehnliche Massen trifft man zwischen dem Nährgefässbündel und der erstbeschriebenen Innenreihe des Scheingewebes.

An tieferen, der Entstehungsstelle dieses Gewebes genäherten Schnitten, wird der Spalt kürzer und enger. Meist enthält er dann nur noch homogene Zersetzungsprodukte der Rinde, von deren Membranstructur nun nichts mehr zu bemerken ist. Endlich schwindet der Spalt vollständig. Wir sind an seiner Ursprungsstelle, den Spitzen der Umwallungskörper, angelangt.

Bezüglich der Zellinhalte intra- wie extramatrikaler Theile sei hervorgehoben, dass geformte Stärke nicht angetroffen wird. Dagegen findet man äusserst kleine körnchen- bis stäbchenförmige Gebilde, die gegen Kalilauge, Alkohol, Chloroform und Terpentinöl widerstandsfähig und unlöslich sind, sich mit Jodkali schwach gelb färben und Anilinfarbstoffe, besonders Gentianaviolett, in sich aufspeichern. Dass wir es hier mit geformten Eiweisskörpern und nicht etwa mit Bacterien zu thun haben, dafür spricht der Umstand, dass die Entstehung und das Verschwinden dieser Gebilde zu einem Zeitpunkte stattfindet, der mit bestimmten Entwickelungsphasen unserer Pflanze oder deren Organe zusammenfällt.

Die Ausscheidung steht augenscheinlich im Zusammenhange mit dem Eindringen der Haustorien in die Nährgewebe. Während zuvor die Zellen wasserhell sind, verlieren sie mit dem Eintritt besonders in das Nährgefässbündel diese Beschaffenheit. Der Inhalt wird ein dunkler, die Körnchen oder Stäbchen treten mehr oder minder zahlreich hier auf.

Das geschieht weitaus weniger in den trachealen Endzellen des Haustoriums als in deren benachbarten Initialen, ein Verhältniss, das auch bei der späteren Füllung des extramatrikalen Knöllchens mit derartigen Stoffen wiederkehrt. Der tracheale Strang enthält von solchen nur wenig, dagegen vollzieht sich die Füllung, insoweit sie nicht direkt von den Initialen ausgeht, im Anschluss an ihn. Die den Strang umschliessenden Zellen zeigen zuerst die geformten Inhalte und von hier schreitet, in dem die Hauptmasse des Knöllchens ausmachenden parenchymatischen Gewebe, die Füllung nach aussen vor. Die verkorkte Aussenlage, unter Umständen auch noch einige tiefere Schichten sind von der Füllung ausgeschlossen.

Umgekehrt findet ein Schwinden der fraglichen Gebilde etwa mit dem Eintritt der Pflanze in die Blüthe, also zu einer Zeit statt, wo Eiweissstoffe zu der Fructification gebraucht werden. Die Zellen intra- und extramatrikaler Theile der Saugorgane, besonders aber die letzteren, werden wieder wasserhell. Nur ausnahmsweise trifft man hier — und zwar dann in der Nähe des Gefässbündels der Mutterwurzel des Haustoriums — eine Zellgruppe, deren Zellen blasig angeschwollen und stark angefüllt sind. Die Gruppen ziehen sich nicht selten in Form von Strängen in die Mutterwurzel hinein.

Das Endosperm der heranreifenden und reifen Samen, zum Theil auch die Zellen des Embryo enthalten neben fettem Oel und grösseren Aleuronkörnern auch körnchen- und sogar stäbchenförmige Gebilde, die mir mit den oben beschriebenen übereinzustimmen scheinen. Das entspräche der obigen Deutung dieser Gebilde[1]). Die extramatrikalen Knöllchen fungiren — und hierzu sind sie ihrer Grösse und ihrem Bau nach geeignet — auch als Reservestoffbehälter und zwar bis zu dem Zeitpunkte, wo die aufgespeicherten Stoffe anderweitig Verwendung finden.

Wir können jetzt den speciellen Ernährungsvorgängen von Rhinanthus näher treten.

Dass dieselben nicht durch eine irgendwie ins Gewicht fallende direkte Wurzelthätigkeit unterstützt werden, liess sich bereits aus dem spärlichen Vorkommen der Wurzelhaare, sowie den hiermit in Uebereinstimmung stehenden Resultaten der Culturversuche folgern. Diese, sowie die Untersuchung des Wurzelkörpers von Rhinanthus sammt anhängender humoser Erde zeigten auch, dass eine ausschliesslich saprophytische Lebensweise nicht stattfindet.

Es fragt sich nun, läuft die letztere nicht etwa neben der durch die Haustorien vermittelten parasitischen her? Ferner: wie haben wir uns die rein parasitischen Ernährungsvorgänge des Näheren vorzustellen?

Für die Beantwortung zunächst dieser Frage dürften die anatomischen Befunde bereits ausreichen.

Wie schon beschrieben wurde, dringt das Haustorium vermittelst seiner Initialen in das Nährgefässbündel, es geht nach dessen Mitte vor, wobei es theils auf chemischem, theils auf mechanischem Wege peripherische Elemente, darunter Gefässe und Weichbast, auseinandertreibt und gegen die Nährrinde schiebt. Der Anschluss an Nährgefässe — derjenige an Weichbastgruppen kommt aus bereits angeführten Gründen kaum in Betracht — ist kein geradezu gesuchter, er erfolgt gelegentlich der Zerklüftung des Holzkörpers der Nährwurzel und der Anlage der Initialen an die quantitativ so sehr

1) Bezüglich der hiermit übereinstimmenden Auffassung der vielbesprochenen Inhaltsbestandtheile der Knöllchen der Papilionaceenwurzeln vergleiche man J. Brunchorst, Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, 1885, p. 241 und Tschirch, ebendaselbst, 1887, p. 67 ff.

überwiegenden Holzzellen. Wo Gefässe überhaupt ergriffen werden, da geschieht das fast immer an der dem Centrum der Nährwurzel zugekehrten Seite.

Das Eindringen der Haustorien ist zunächst von Quellungs- und Zersetzungserscheinungen einzelner Contactzellen des Nährgefässbündels begleitet. An älteren Haustorien sind jene auch da zu beobachten, wo ein fortgesetztes, das Längenwachsthum der Saugorgane begleitendes, Eindringen haustorialer Elemente stattfindet, also an den beiden Längsenden des Haustoriums. Später erfolgt der organische Anschluss an intacte Holzmasse.

Die Holzzellen leiten, die Gefässe sammeln das mit Nährsalzen — darunter auch die stickstoffhaltigen — beladene Wasser. Auf dieses scheint es, dem Anschluss der Parasiten an das Wirthsgewebe nach zu urtheilen, fast ausschliesslich abgesehen zu sein. Demnach würde der Wirth dem angeschlossenen Schmarotzer nur die mangelnden Wurzelhaare ersetzen. Das von solchen aufgenommene Rohmaterial stellt er seinem Parasiten zur Verfügung und überlässt ihm die fernere Verarbeitung.

Hierfür spricht auch das Verhalten der Nährwurzel, speciell ihrer unterhalb der Insertionsstelle der Haustorien befindlichen Theile.

An den Orobanchen habe ich seiner Zeit gezeigt[1]), dass seitens des Haustoriums ein Anschluss an sämmtliche Stoffleitungsbahnen des Wirthes hergestellt wird. Die einander angeschlossenen beiderseitigen Gewebe entwickeln sich unter Schonung derjenigen des Wirthes längere Zeit gemeinsam fast wie diejenigen einer einzigen Pflanze. Dass dabei die Entwickelung des Parasiten unter Aufnahme bereits verarbeiteter Stoffe erfolgt, geht aus dem Verhalten der unterhalb der Insertionsstelle der Saugorgane befindlichen Nährwurzelpartieen hervor. Diese sterben, wenn es sich nicht gerade um ausserordentlich starke, von der Stoffentziehung nicht zu sehr geschädigte Wurzeln handelt, in Folge des beeinträchtigten oder völlig aufgehobenen Stoffzuflusses ab. Der Parasit schliesst mit seinem Haustorium die Nährwurzel ab.

Anders verhält es sich bei Rhinanthus. Das unterhalb der Insertionsstelle des Saugorganes vorhandene Nährwurzelstück bleibt

1) Die Entwickelungsgeschichte der Orobanchen, p. 63 ff.

hier längere Zeit und zwar so lange erhalten, als die von dem Parasiten ergriffene Stelle noch nicht vollständig ausgenutzt und zerstört worden ist, ein Vorgang, den wir später noch zu betrachten haben werden.

Bis zu diesem Zeitpunkt muss die Einfügung in das Nährgefässbündel und die damit verknüpfte Stoffentnahme seitens des Schmarotzers die abwärts, nach der Nährwurzelspitze gerichtete Stoffleitung — es handelt sich hier um bereits verarbeitete Stoffe — nicht oder nur unwesentlich beeinträchtigt haben. Die grössere Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass der Parasit sich an die die umgekehrte Wegrichtung einschlagenden Rohstoffe hält.

Einer derartigen Auffassung entspricht auch das Verhalten der Saugorgane des Schmarotzers gegenüber der Nährrinde. Zur Zeit der Ergreifung der Nährwurzel ist dieselbe meist noch in lebendem Zustand, sie enthält sogar häufig nicht unbedeutende Mengen von Reservestoffen. Die Rindenzellen werden nun nicht etwa nach Art des Vorgehens vieler Haustorialfäden von Cuscuta[1]) — also unter Perforation und unter längerer Erhaltung — der parasitischen Ernährung erschlossen, sondern, wie wir sahen, ziemlich früh zusammengedrückt und zum Absterben gebracht.

Die Ernährung von Rhinanthus dürfte sich sonach etwa auf ähnliche Weise vollziehen, wie diejenige der Mistel. Beide Pflanzen sind echte Parasiten, insofern sie sich auf lebenden Gewächsen ansiedeln. Beide assimiliren, verschaffen sich somit ihren Bedarf an Kohlehydraten und Fetten selbst. Derjenige an Eiweissstoffen dagegen wird unter Benutzung des Rohmaterials, welches das angeschlossene Holz des Wirthes zu liefern hat, gedeckt. Das Gleiche gilt von den sonst noch nothwendigen Salzen. Ein Unterschied zwischen beiden Pflanzen ist nur insofern vorhanden, als die eine sich oberirdisch, die andere dagegen unterirdisch den Anschluss an das Nährholz des Wirthes verschafft.

Es scheint nun, dass bei Rhinanthus das aufgenommene Rohmaterial für das Eiweiss bereits sofort nach der Aufnahme durch die haustorialen Initialen verarbeitet wird. Hiermit möchte ich das Auftreten der oben beschriebenen geformten Zellinhalte, das gleich

1) L. Koch, Die Klee- und Flachsseide, p. 57 ff.

mit der Thätigkeit des Saugorgans beginnt, in Zusammenhang bringen und die Vorgänge etwa folgendermaassen darstellen.

Die Hauptmenge des Rohmaterials führt der tracheale Strang in den Parasiten, speciell zunächst in den haustorialen, zum Knöllchen umgebildeten Höcker, ein. Während ein geringer Theil des Materials durch das in Verbindung mit dem Strang stehende Gefässbündel der Rhinanthuswurzel weitergeleitet wird, erfährt der grössere zunächst in den Nachbarzellen des Trachealstranges seine Verarbeitung. Die Eiweissstoffe werden in geformtem Zustande theils hier, theils in dem übrigen Parenchym des räumlich hierfür besonders geeigneten Knöllchens aufgespeichert. Letzteres bis zu dem Zeitpunkte, wo die Pflanze dieser Stoffe anderweitig bedarf.

Modificirt gegenüber der Mistel wird — und damit nähern wir uns der ersten der oben aufgeworfenen Fragen — die Ernährung von Rhinanthus nur in Bezug auf das Verhalten der in und auf der Nährrinde befindlichen Zellen und Zellkörper des Haustoriums.

Ueberall da, wo die letztere durchbohrt oder zusammengedrückt erscheint, zeigt es sich, dass die in direktem, sei es dauerndem oder zeitweiligem, Contact mit der Rindenmasse stehenden haustorialen Membranen mit einer gelblichen, mehr oder minder homogenen Substanz bedeckt sind. Diese Substanz geht successiv in die erst schwach, dann deutlich als solche erkennbaren Membranen der zusammengepressten Nährrinde über und ist allem Anschein nach ein Zersetzungsprodukt von ihr.

Für die Aufnahme zum mindesten eines Theiles derartiger Zersetzungsprodukte spricht mancherlei.

Zunächst werden, wie es scheint, ähnliche, gelegentlich des ersten Eintretens der haustorialen Initialen in das Nährgefässbündel auftretende, von diesem herrührende Stoffe aufgenommen. Hier kann man das durch den Vergleich mit intacten Gefässbündelpartien ober- und unterhalb der Insertionsstelle des Haustoriums und durch Zählung der Zellen des Holzkörpers feststellen.

Ferner deutet der mehr oder minder starke Beleg der parasitischen Membran mit der mehr oder minder homogenen Zersetzungsmasse, beobachtet an successiven Serienschnitten, und ebenso das Wachsthum bestimmter hierzu in Beziehung stehender Zellen oder Zellkörper des Schmarotzers darauf hin.

Besonders deutlich tritt das dann hervor, wenn Endzellen der die Umwallung der Nährwurzel vollziehenden Zellkörper wieder aufwärts in die sich zersetzende Nährrinde wachsen. Nicht selten findet man alsdann, dass — an Nährwurzelquerschnitten beobachtet — auch mehrere Zellen der einen Seite (Taf. I, Fig. 7 F, F_1) sich wieder in die Höhe begeben können. Wie die Wurzelhaare der einer eigenen Ernährung fähigen Gewächse sich kleinen Gesteinstrümmern anlagern und diese umwachsen, so umschliessen derartige Zellen Partikelchen der abgestorbenen Nährrinde (Taf. I, Fig. 7 bei x).

Geeignete Nährwurzellängsschnitte lehren, dass derartig vorgehende Haarzellen Lagen darstellen, deren einzelne Elemente allerdings in nur losem Verband stehen und ein bis zu einem gewissen Grade selbständiges Wachsthum besitzen.

Verschiedene aneinander anschliessende Serienschnitte der Querwie der Längsrichtung zeigen nun Unterschiede in der Grösse und Beschaffenheit der umschlossenen Rindenpartikelchen. Grössere lassen die mehr homogene Masse im Contact mit der Membran der umgebenden parasitischen Zelle, also nach aussen, wahrnehmen, während innen die ihrer Abstammung nach noch deutlich erkennbaren Rindenreste vorhanden sind. Kleine Partikelchen bestehen fast nur noch aus ersterer Masse.

Mit anderen Worten: die homogene, zersetztere Masse ist da vorhanden, wo die Zelllagen und Haare nach und nach zusammenschliessen; die in der Zersetzung minder vorgeschrittene dagegen an den Orten, wo ein derartiges Wachsthum erst eingeleitet wird.

Dass in der That ein Zusammenwachsen der die Nährrindenpartikelchen umschliessenden Zellen stattfindet (Taf. I, Fig. 7 bei x), lässt sich bei einander anschliessenden Schnitten einer Serie direkt beobachten. Man findet Schnitte, bei denen der ziemlich vollständige Zusammenschluss bereits erfolgt ist. Das ergeben nicht nur äussere Glieder der Serie, sondern auf der Mitte genäherte, ein Beweis, dass es sich nicht um den Abschluss der Längshöhle an dem einen oder anderen Ende, sondern um deren locale Verengerung an beliebiger Stelle handelt.

Wo die letztere bereits vollständig eingetreten ist, da bemerkt man zwischen den beiderseitigen Membranen noch einen dünnen gelben Streifen aus zersetzter Rindenmasse oder eine locale, etwa

einem gefüllten Intercellularraum gleichende Anhäufung derartiger Substanz.

Im wesentlichen ähnlich verhält es sich da, wo die Enden der die Nährwurzel umwallenden Zellkörper massivere Zellplatten in die sich zersetzende Nährrinde treiben (Taf. I, Fig 6 bei F). Der alsdann auf geeigneten Längsschnitten durch die Nährwurzel sichtbare grosse Längsspalt, einestheils begrenzt durch die in die Höhe gewachsene Platte, anderntheils durch Oberflächezellen des die Umwallung der Nährwurzel vollziehenden Zellkörpers, enthält an breiteren oder engeren Stellen die Rindenmasse in einem dementsprechend verschiedenen Grade der Zersetzung.

Für die Aufnahme der Zersetzungsproducte spricht auch die Form der den Spalt auf der einen, der Aussenseite, begrenzenden Oberflächezellen des Umwallungskörpers. Wir treffen hier die säulen- oder schlauchartigen gestreckten Elemente, welche bei den phanerogamen Parasiten und Saprophyten da auftreten, wo es sich um das Eindringen in den Wirth oder das Substrat und die Stoffaufnahme handelt.

Bezüglich der Saprophyten sei auf das Verhalten der Initialen des Saugorgans von Melampyrum hingewiesen[1]).

Schliesslich lässt sich auch die totale Umwallung der Nährwurzel und ebenso das Entsenden von Zellhaaren oder Gefügen in die abgestorbene Rindenmasse überhaupt kaum anders als im Sinne einer Stoffaufnahme deuten.

Für die Herstellung einer festen Verbindung des Haustoriums mit der Wirthswurzel würde, wie die Befestigung an dicotylen Wurzeln oder den Rhizomen von Gräsern, welche vereinzelt ebenfalls versucht und mit Erfolg durchgeführt wird, lehrt, auch eine partielle Umwallung, also die Herstellung einer nicht geschlossenen Zange, genügen.

Die Erwägung aller dieser Momente führt zu der Annahme, dass bei Rhinanthus neben dem Parasitismus in obigem Sinne auch die saprophytische Ernährung vorkommt. Letztere ist allerdings auf das todte Gewebe der in lebendem Zustande befallenen Nährwurzel beschränkt.

---

1) Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1887, p. 356 ff.

In den ersten sechs Wochen der oberirdischen Vegetation unserer Pflanze, einer Zeit, während welcher die entwickelten Haustorien den oben beschriebenen Bau besitzen, spielt die saprophytische Ernährung jedenfalls nur eine sehr untergeordnete Rolle. Später, mit dem Eintritt in die Blütheperiode, ändert sich, wie wir gleich sehen werden, dieses Verhältniss.

Die hauptsächlichsten Aenderungen der einander angeschlossenen Gewebe der beiderseitigen Pflanzen von der Blüthe bis zu Ende der Vegetationsperiode — es handelt sich um die überwiegende Mehrzahl, aber nicht um alle Haustorien, da ja auch zu so später Zeit noch vereinzelte derselben zur Anlage und ersten Entwickelung kommen können — treffen das Nährgefässbündel und die in demselben vorhandenen haustorialen Initialen.

Von diesen wächst meistens die mittlere auf die früher beschriebene Weise bis zu der der Eintrittsstelle entgegengesetzten, also der Unterseite des Nährgefässbündels. Vor der Endodermis wird in der Mehrzahl der Fälle Halt gemacht (Taf. I, Fig. 6 über u). Nur selten erfolgt auch hier eine Perforation.

Benachbarte Initialen der bereits vorgegangenen dringen nun ebenfalls, zum Theil unter Längstheilung, vor. Wie früher die obere wird jetzt die untere Gefässbündelhälfte auseinandergetrieben. Die Spaltung des Bündels ist damit eine vollständige. Die Endodermis und die noch vorhandenen Elemente des Holzes werden so ziemlich in einer Ebene ausgebreitet (Taf. I, Fig. 6 bei Ed).

Der innige Contact der Zellen von Haustorium und Nährholz geht dabei nach und nach verloren. Zersetzungsvorgänge, ähnlich denjenigen, welche gelegentlich des ersten Eindringens der haustorialen Initialen in das Nährgefässbündel auftraten, machen sich wieder bemerkbar und gewinnen in weitaus höherem Maasse an Ausdehnung.

In diese nach dem Grade der Zersetzung ihrer Abstammung nach mehr oder minder erkennbare Zersetzungsmasse dringen einzelne Initialen unter Herstellung kleiner Ausstülpungen ein. Wiederum liegt der eingedrungenen Membran die homogene Masse an. Dabei lässt sich allmählich eine Abnahme der Zersetzungsmasse feststellen, die so weit gehen kann, dass an der von dem Haustorium ergriffenen Stelle der Nährwurzel so ziemlich die gesammten Gefäss-

bündelelemente verschwinden, und das Bündel hier wie aufgezehrt erscheint (Taf. I, Fig. 7 bei Ed).

Natürlich sind alsdann die unterhalb der Insertionsstelle des Saugorgans befindlichen Nährwurzelpartieen bereits eingegangen. Ihrem schon früher eingeleiteten Absterben schlossen sich aber auch, in Folge des Uebergreifens des Erkrankungsprocesses, oberhalb der Insertion gelegene Wurzelstücke an, so dass nach beiden Richtungen sich das Haustorium in Contact mit vollständig todtem Gewebe befindet.

Für die Annahme einer noch einige Zeit andauernden, stoffaufnehmenden, jetzt rein saprophytischen Thätigkeit der in derartiges Gewebe versenkten haustorialen Initialen spricht einestheils deren Inhalt, anderntheils das Verhalten extramatrikaler Gewebe, derjenigen des haustorialen Knöllchens.

Von dem Mutterorgan des letzteren, der Rhinanthuswurzel, muss angenommen werden, dass es als Anziehungscentrum auf die hier befindlichen Stoffe, besonders die in Wasser gelösten, wirkt. Die Turgescenz des Knöllchens hängt davon ab, dass die hierdurch bedingte Wasserentnahme zum mindesten durch die entsprechende Aufnahme aus dem Wirth gedeckt wird. Ein Nachlassen oder gar ein Aufhören der Thätigkeit der haustorialen Initialen in dieser Richtung müsste sich — das Bestehen eines Verbindungsweges mit der Mutterwurzel vorausgesetzt — durch ein Erschlaffen des hierzu an sich schon geneigten grosszelligen und äusserst dünnwandigen Parenchyms des Knöllchens anzeigen.

Thatsächlich bemerkt man häufig ein Zusammenfallen des Parenchyms und zum Theil auch des Knöllchens selbst — es handelt sich nicht um einen vorübergehenden, sondern einen dauernden Erschlaffungszustand — gegen das Ende der Vegetationsperiode. Das betrifft Haustorien, deren Nährwurzel local bereits auf ein Minimum reducirt ist, oder bei denen man nur noch die Rinne wahrnimmt, in welcher die Wurzel des Wirthes früher eingebettet war (Taf. I, Fig. 4 bei H).

Umgekehrt darf man aber auch annehmen, dass in voller Turgescenz betroffene Haustorien noch functioniren. Die oben beschriebenen, dem bereits völlig abgestorbenen Nährwurzelstück anhaftenden derartigen Organe befinden sich in voller Lebensfrische

und werden mithin auch die organischen Reste noch vollends ausnutzen.

Hierauf deutet auch das Auftreten der geformten Zellinhalte, deren Vorkommen sich in diesen Fällen allerdings so ziemlich ausschliesslich auf die haustorialen Initialen beschränkt. Da die Pflanze sich dem Ende ihrer Vegetationszeit nähert, die betreffenden Stoffe somit anderweitig, zur Fructification, gebraucht werden, so findet die Lösung und Ueberführung nach oberirdischen Theilen alsbald statt. Die Zellen des extramatrikalen Knöllchens bleiben wasserhell.

Wie wir sahen, fallen bei Rhinanthus letztere Gebilde nach Beendigung der Thätigkeit der zugehörigen Initialen zusammen. Bei Melampyrum werden sie nach Abschluss einer derartigen Thätigkeit noch längere Zeit als Reservestoffbehälter verwerthet[1]). Das geschieht unter Aufhebung der trachealen Leitung nach dem Gefässbündel der Mutterwurzel durch Isolirung der Tracheiden und zum Theil auch der anstossenden Parenchymzellen. Einem Zusammenfallen ist damit vorgebeugt. Erst später, wenn die Reservestoffe langsam durch das Parenchym der Mutterwurzel abgeführt worden sind, erfolgt etwas Aehnliches. Unter Resorption zunächst centraler Zellen entsteht eine Höhle, mit deren Vergrösserung das Knöllchen endlich bei dem geringsten äusseren Anlass zusammenbrechen muss.

Diese Verschiedenheiten lassen sich unschwer auch durch die ungleiche Dauer der Vegetationszeit, besonders aber der Blütheperiode der verglichenen beiden Pflanzen erklären. Bei Rhinanthus vollzieht sich die oberirdische Entwickelung in etwa zwei Monaten, wobei auf die Blüthe und Fruchtbildung kaum vierzehn Tage fallen. Bei Melampyrum dauert die Vegetation mindestens die doppelte Zeit, wobei die Blüthe und Fruchtentwickelung auf den Sommer vertheilt ist und noch bis in den Herbst hinein anhält. Es leuchtet wohl ein, dass nur bei einem allmählichen Abspielen der Fructificationsvorgänge ein Anlass zur Aufspeicherung der hierbei vorzugsweise nothwendigen Stoffe vorhanden ist.

Zum Schlusse hätte ich noch einen Fall zu besprechen, in welchem ein Haustorium von Rhinanthus in anscheinend frühem

---

1) L. Koch, Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1887, p. 358 ff.

Entwickelungsstadium nicht nur an ein total abgestorbenes, sondern auch in der Zersetzung bereits bedeutend vorgeschrittenes Nährwurzelstück angesaugt war. Von der Nährwurzel — einer starken dicotylen — existirte das centrale Gewebe nicht mehr. An dessen Stelle fand sich bereits eine grosse Höhlung vor. Das umgebende Gewebe bestand aus zusammengefallener, in Zersetzung begriffener Rinde, bedeckt von einer noch in leidlich gutem Zustand befindlichen Korklage. Eingebettet in die Rindenmasse war das Haustorium. Die Membranen der Initialen der letzteren hatten eine mehr oder minder dicke, aus der homogenen Zersetzungsmasse bestehende Decke und zeigten grössere und kleinere Aussackungen. Der tracheale Strang des extramatrikalen Knöllchens führte nicht bis in die eingedrungenen haustorialen Gewebe, sondern schloss etwas über der Eintrittsstelle in das Substrat ab.

Es fragt sich nun, hat in dem beschriebenen Fall die Ansaugung an dem bereits todten Object, oder hat sie an der lebenden Wurzel stattgefunden? Letzteres angenommen, müsste die Wurzel auffallend rasch zum Absterben gebracht worden sein.

Der anatomische Befund spricht nun bis zu einem gewissen Grade für das Ergreifen des todten Objectes, und es wäre ja auch bei dem Verhalten einer verwandtschaftlich so nahe stehenden Pflanze wie Melampyrum recht wohl denkbar, dass in Einzelfällen ein Uebergang zu der Ernährungsweise der letzteren, also dem Saprophytismus, in ausgesprochenster Form stattfindet.

Umgekehrt fehlt es aber auch nicht an Gründen für die andere Auffassung. Das Haustorium war hier möglicherweise gar nicht mehr so jung, als dies bei dem Fehlen haustorialer Tracheiden den Anschein hatte. Vielleicht sind diese hier für die durch ein frühes Eingehen der Nährwurzel modificirte Ernährung nicht unbedingt nothwendig, und es wird demgemäss auf ihre Anlage überhaupt verzichtet. Ferner ist zu berücksichtigen, dass bei allen anderen der in grosser Zahl zur Untersuchung gelangten Haustorien die Ansaugung zweifellos an der lebenden Nährwurzel erfolgt.

Die sichere Entscheidung dieser Frage hat ihre grossen Schwierigkeiten. Es ist klar, dass auch das Ergebniss der Untersuchung einer grossen Anzahl von Fällen einer parasitischen Ernährung — die gelegentliche saprophytische Verwerthung abgestorbener Gewebe-

stücke, wie wir sie oben* kennen gelernt haben, sei hierin einbegriffen — noch nicht beweist, dass nicht auch in Einzelfällen reiner Saprophytismus vorkommt. In's Gewicht fällt hierbei, dass in hohem Grade die Untersuchung durch die unterirdische Entwickelung der hier in Betracht kommenden Organe erschwert wird. Eine Controle aller derartiger Bildungen sammt angeschlossener Nährwurzeln, ja selbst des grössten Theils derselben, ist — und dazu trägt auch der dichte Wurzelfilz der Grasnarbe, mit dem die Rhinanthuswurzeln innig verflochten sind, das Seinige redlich bei — ein Ding der Unmöglichkeit. Erst die eingehende Bearbeitung der übrigen Vertreter der Familie, bei denen die Untersuchungsschwierigkeiten vielleicht minder grosse sind, dürfte die Frage endgültig entscheiden.

Dass es sich in dem zuletzt beschriebenen Falle mehr um eine Ausnahme als um die Regel handelt, zeigt gerade das Verhalten der übrigen untersuchten dicotylen Nährwurzeln dem parasitischen Eindringling gegenüber.

Wir sahen bereits, dass das in die dicotyle Nährrinde und das Gefässbündel eingeschaltete Haustorium einen zunächst schlanken, dann sich basal verbreiternden Kegel darstellt. Besonders an dessen Basis wird das Rindengewebe auseinandergeschoben. Schwerere Verletzungen finden dabei nicht statt, nur vereinzelte Rindenzellen werden unter Umständen zusammengedrückt; es erfolgt, und zwar nicht selten unter Gelbfärbung, ihre Lösung. Anliegende Zellwände des Haustoriums bleiben durch die Lösungsmasse mit intacten Rindenzellen verbunden. Die Nährrinde hält sich noch längere Zeit am Leben, weil die in der Umwallung der Nährwurzel eintretenden Auswüchse des haustorialen Höckers die Umwallung nicht vollenden und die Rinde nicht zusammendrücken.

Die in das Nährgefässbündel eingeschaltete Spitze des haustorialen Kegels nimmt, eine kreuzweise Anordnung der Gefässe vorausgesetzt, einestheils organischen Anschluss an eine Gefässplatte der letzteren, anderntheils an die zugehörige Weichbastgruppe. Das Gefässbündel wird dabei nur wenig auseinandergetrieben.

Ist, wie das auch für die Rhinanthuswurzel zutrifft, die ja von dem Parasiten, sei es desselben oder eines benachbarten Exemplars, ergriffen wird, ein massiver Gefässcylinder vorhanden, deckt diesen

eine zum Ring geordnete Weichbastlage, so dringen die haustorialen Initialen bis etwa in's Centrum des Gefässbündels vor. Der organische Anschluss erfolgt innen ausschliesslich an Elemente des Holzkörpers, aussen ausschliesslich an solche des Weichbastes. In dem einen wie dem anderen Falle sind gegenüber der monocotylen Nährwurzel die Elemente des Weichbastes weitaus zahlreicher.

Wie in der Nährrinde, so zeigen sich auch in dem Nährgefässbündel die Erkrankungen auf ein Minimum reducirt. Sie treffen nur die gelegentlich des ersten Eindringens berührten Zellen des Holzes und des Weichbastes, welche oft unter Quellungserscheinungen verflüssigt und dann ganz oder theilweise absorbirt werden. An Mittelpartieen des ausgebildeten Haustoriums ist von Erkrankungen überhaupt nichts mehr zu bemerken.

Dass der organische Anschluss, welcher an die hauptsächlichsten Stoffleitungsbahnen des Wirthes hergestellt wird, auch zu Ernährungszwecken seine Verwerthung findet, lehrt der Ausgang derjenigen der oben beschriebenen Culturversuche, bei denen Rhinanthuskeimlinge ausschliesslich auf sich selbst schmarotzen. Es treten, und dasselbe dürfte für andere dicotyle Nährwurzeln zutreffen, auch bereits verarbeitete, hier speciell eiweissartige Stoffe in das Haustorium.

Aehnlich verhält es sich auch wohl mit der am Leben bleibenden Nährrinde. Obwohl dieselbe nicht nach Analogie anderer Parasiten durch mycelähnliche haustoriale Fäden durchsetzt, sondern nur an das eingedrungene haustoriale Gewebe angeschlossen ist, lässt sich recht wohl eine wenn auch beschränktere Ausnutzung denken.

Das Verhalten des Parasiten in dicotylen Nährwurzeln erscheint somit als ein den monocotylen gegenüber nicht unwesentlich abweichendes. Später, in vorgeschrittenen Entwickelungsstadien unserer Pflanze, schwinden derartige Differenzen. Beide Wurzeln werden dann an den von den Haustorien besetzten Stellen zum Absterben gebracht. Hier wie da dauert die rein saprophytische Ausnutzung des todten Substrates noch einige Zeit.

Die wesentlichen Resultate der vorliegenden Arbeit wären die folgenden:

Rhinanthus siedelt sich lebenden Nährwurzeln an, gehört somit zu den echten Parasiten.

Der Parasitismus ist ein partieller, er erstreckt sich im

wesentlichen nur auf die Entnahme des Eiweisses oder der Rohstoffe für dieses.

Bereits verarbeitetes derartiges Material wird vorzugsweise den dicotylen Nährwurzeln entzogen. In Annäherung an manche phanerogame Schmarotzer, beispielsweise die Orobanchen, wurde ein organischer Anschluss an die Leitungsbahnen für derartige Stoffe hergestellt.

Ein ähnlicher Anschluss und die damit Hand in Hand gehende Stoffentnahme ist bei den für die Ernährung von Rhinanthus fast ausschliesslich in Betracht kommenden monocotylen Nährwurzeln zwar nicht vollständig ausgeschlossen, er spielt aber keine irgendwie wichtige Rolle. Hier wird das in Wasser gelöste, in den Nährgefässen oder den Holzzellen gesammelte und geleitete Rohmaterial benutzt.

Die Verarbeitung beginnt bereits in den extramatrikalen Knöllchen der betreffenden Haustorien. Von dem augenblicklichen Bedarf an verarbeitetem Material hängt es ab, ob dasselbe local niedergelegt, oder ob es sofort nach den oberirdischen Theilen der Pflanze geführt wird.

Die sonst noch nothwendigen anorganischen Salze sind die Begleiter des Rohmaterials für das Eiweiss und finden mit ihm ihre Aufnahme.

Die Ernährung vollzieht sich hier ungefähr wie diejenige der Mistel.

Den Bedarf an Kohlehydraten etc. deckt die Pflanze durch eigene Assimilation. Der Eintritt hierhergehöriger, aus den Zersetzungsproducten abgestorbener Zellen stammender Stoffe hat höchstens eine locale Bedeutung.

Bei den dicotylen Nährwurzeln kann auch die Rinde parasitisch verwerthet werden. Bei den monocotylen erfährt sie schon früh ihre Zerstörung. Die Ausnutzung ist dann eine saprophytische.

Läuft somit neben der parasitischen auch eine saprophytische Ernährung her, so trägt sie doch während des grössten Theiles der Vegetation von Rhinanthus mehr den Charakter der gelegentlichen Verwerthung eingegangener Gewebereste. Erst gegen das Ende der Vegetationsperiode gewinnt — einerlei ob es sich um

monocotyle oder dicotyle Nährwurzeln handelt — der Saprophytismus grössere Bedeutung. Die Haustorien nutzen dann noch für einige Zeit das todte Substrat aus.

Ob hier eine Analogie mit dem Verhalten mancher Pilze, beispielsweise Peronospora infestans, welche bekanntlich später ihr Nährgewebe total zerstört, vorliegt, kann immerhin zweifelhaft sein. Die Ausnutzung des todten Substrates seitens der Peronospora ist nicht nur fraglich, sondern es scheint sogar das Absterben des Nährgewebes dem Parasiten nachtheilig zu werden.

Der Parasitismus von Rhinanthus darf keineswegs blos als ein facultativer nur so nebenher betriebener bezeichnet werden, er ist vielmehr — und es sei hier davon abgesehen, inwieweit er durch die begleitenden saprophytischen Vorgänge unterstützt wird — für das Gedeihen der Pflanze unbedingt nothwendig.

Die Haustorien sind die den parasitischen Zwecken dienenden und dementsprechend gebauten Organe. Eine etwaige direkte Stoffaufnahme seitens der Wurzeln oder der spärlich vorhandenen Wurzelhaare fällt jedenfalls den Leistungen der Saugorgane gegenüber nicht in's Gewicht, sie vermag, wie die Culturversuche lehren, unsere Pflanze nicht zu erhalten.

Dass die Ansiedlung von Rhinanthus den Wirthen nicht zum Vortheil gereicht, liegt auf der Hand. Die Entnahme von Stoffen, einerlei ob Eiweiss oder das Rohmaterial für dieses, und vielleicht noch mehr die Zerstörung zahlreicher Nährwurzeln können nur eine nachtheilige Wirkung haben. Wenn eine solche im Grossen nicht besonders auffällig hervortritt — man hält Rhinanthus mehr für ein die Qualität der Ernte wesentlich herabdrückendes lästiges Unkraut — so liegt das an dem Entwickelungsgang der als Wirthe fast ausschliesslich in Betracht kommenden Culturpflanzen, der Gräser. Die alte Grasnarbe besitzt einen ganz aussergewöhnlich bedeutenden Wurzelkörper, einen dicken, dichten Wurzelfilz, der den grössten Theil des Jahres hindurch functionirt. Eine beträchtliche Menge der aufgenommenen Stoffe wird auch in den ebenfalls zahlreichen Rhizomen aufgespeichert. Die etwa nur zwei Monate andauernde Inanspruchnahme einer der Gesammtmasse gegenüber immerhin zurücktretenden Zahl von Nährwurzeln, oder selbst die Zerstörung eines Theils derselben, braucht sich, der Stoffaufspeicherung

halber, noch nicht sofort in einem auffälligeren Nachlassen des Graswuchses, dem äusseren Anzeichen einer Schädigung der Cultur, auszudrücken. Die nachtheiligen Folgen können sich auf die gesammte Vegetationsperiode vertheilen und fallen somit weniger auf.

Die eingehende Besprechung der Litteratur möchte ich bis zu der Bearbeitung der gesammten einheimischen Vertreter der Familie verschieben. Hier seien, unter Hinweis auf das bereits in der Einleitung Gesagte, nur die wichtigsten einschlägigen Untersuchungen kurz erwähnt.

Graf zu Solms-Laubach beschreibt auf Grund „querer Längsschnitte“ im Wesentlichen nur das ausgebildete Rhinanthushaustorium [1]). Da, wie aus obiger Darstellung hervorgeht, diese Schnittrichtung nicht genügt und ausserdem noch in den verschiedensten Richtungen lückenlose Schnittserien hergestellt werden müssen, so kann, selbst für die fertigen Verhältnisse, die Beschreibung keine erschöpfende sein.

Inwieweit auf Grund der Entwickelungsgeschichte die Unterscheidung von „Haustorialkern, Rinde und Saugfortsatz“ eine berechtigte ist und aufrecht erhalten werden kann, werde später erörtert.

Unterschiede in dem Verhalten der befallenen monocotylen Nährwurzel gegenüber der dicotylen sind Graf zu Solms-Laubach bereits aufgefallen.

Das Eindringen des „Saugfortsatzes“ in den Holzkörper soll sich wie bei Thesium, der in dieser Hinsicht genauer studirten Pflanze, vollziehen. Ferner finden wir das Vorkommen von „trübem, protoplasmatischem Inhalt“ in Zellen des „Haustorialkernes“, speciell seiner „Basilarregion“, erwähnt.

Leclerc du Sablon [2]) geht auch auf die Entwickelungsgeschichte und besonders auf diejenige des extramatrikalen Theiles des Haustoriums ein.

Ferner finden wir Andeutungen über die Ernährung von Rhinanthus, welche auf parasitischem Wege durch das eingedrungene Haustorium, auf normalem durch einfache Wurzelhaare und endlich

1) Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd VI, p. 560 ff.

2) Leclerc du Sablon, Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites (Rhinanthées et Santalacées). Annal. des sciences natur. Bot. Série VII, Tom. VI, 1887, p. 96 ff.

auf eine Weise erfolgen soll, die sich in Bezug auf die aufzunehmenden Stoffe dem ersten, in Bezug auf die aufnehmenden Zellen dem letzten Modus nähert. Letzteres betrifft die bereits bemerkten, von den die Nährwurzel umwallenden Zellkörpern aufwärts in das Substrat wachsenden Haarzellen.

Angeführt sei noch, dass einzelne der befallenen Nährwurzeln fast vollständig aufgelöst waren.

In einem neuerdings erschienenen, sich vorzugsweise mit der Anatomie des Stammes, der Blätter und der Wurzeln auch der Rhinanthaceen beschäftigenden Werke[1]) giebt M. Hovelacque Abbildungen der Saugorgane von Rhinanthus crista-galli. Es handelt sich dabei um bereits vorgeschrittene Entwickelungsstadien. Anknüpfend an seine Eintheilung der Haustorien der Orobanchen in einzellige, mehrzellige, grosse einfache und grosse verzweigte, glaubt Hovelacque, dass bei unserer Pflanze nur die beiden letzten Formen vorkommen.

Wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, trifft das für jugendliche Entwickelungszustände nicht zu. Gerade diese zeigen ein sehr einfaches Haustorium. Die in die Nährwurzel eingedrungene Zelle ist schlauchförmig und bleibt es, selbst wenn in ihr die Theilungen bereits begonnen haben, auch oft noch für einige Zeit. Das anatomische Bild entspricht dann ungefähr demjenigen, welches Hovelacque für die „suçoirs unicellulaires und multicellulaires" der Orobanchen in den Figuren 485—487 zeichnet.

Dieser Umstand sowohl, wie Gründe, deren Erörterung hier zu weit führen würde, sprechen dafür, dass auch bei dem Haustorium der Orobanchen eine Eintheilung wie die Hovelacque'sche nicht angezeigt ist. Dieselbe stützt sich weniger auf Entwickelungstypen, als auf verschiedene Entwickelungsstadien eines und desselben Gebildes, welche in einem nicht zu verkennenden Abhängigkeitsverhältniss zu der Stärke und Leistungsfähigkeit der jeweiligen Nährwurzel stehen, Entwickelungsstadien, die allerdings in Einzelfällen, denjenigen einer geringen Leistungsfähigkeit der betreffenden Wurzel, fixirt bleiben können.

1) Maurice Hovelacque, Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées, p. 610, Paris 1888.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Rhinanthus minor auf einem zweiten Exemplar von Rhinanthus schmarotzend. Die blühende Pflanze (a—b—c), wie die zurückgebliebene nicht blühende (d—e—f) nach etwas über zweimonatlicher Vegetationszeit. Nat. Grösse.

Fig. 2. Wurzel von Rhinanthus (a—b), einer Nährwurzel (N—W) durch ein bereits entwickeltes Haustorium (H) angesaugt. An derselben Nährwurzel ist ein zweites Haustorium (bei d) im Entstehen begriffen. Vergr. 1 : 16.

Fig. 3. Entwickeltes Haustorium (H) von der Seite gesehen. Die Nährwurzel ist an der Haftstelle (bei W) durchschnitten. Vergr. 1 : 16.

Fig. 4. Altes Haustorium mit zum Theil zerstörter Nährwurzel. Das extramatrikale Knöllchen im Zusammenfallen begriffen. Vergr. 1 : 16.

Fig. 5. Längsschnitt durch den in eine monocotyle Nährwurzel eingeschalteten Theil des Saugorgans. M Mittelpartie des Haustoriums. S S_1 die die Nährwurzel umwallenden Zellkörper des extramatrikalen Höckers. Sp deren wachsende Spitzen, welche an der Nährwurzelunterseite (bei u) zusammenschliessen. In den Holzkörper der Nährwurzel sind die haustorialen Initialen eingeschaltet. Die Rinde der Nährwurzel ist zusammengedrückt und abgestorben. In dieselbe wachsen, wieder nach oben vorgehend, Zellen, welche zu dem Umwallungsgewebe gehören (F). Nährwurzel quer geschnitten. E verkorkte Epidermis. g Tracheiden des Haustoriums. Vergr. 1 : 120.

Fig. 6. Vorgeschrittenes Entwickelungsstadium (Schnittrichtung wie bei Fig. 5). Das Nährgefässbündel ist in Folge der Wachsthumsthätigkeit der eingeschalteten Initialen des Haustoriums auseinandergetrieben. Ein Theil der Gefäss- und Holzzellen des Bündels wurde unter Einfluss des Parasiten gelöst und absorbirt. Ed Endodermis der Nährwurzel, von deren Rinde nur noch wenige Zellen als solche erkennbar sind. Vergr. 1 : 150.

Fig. 7. Altes Haustorium (Schnittrichtung wie Fig. 5) sammt Nährwurzel. Von dem Nährgefässbündel ist nur noch wenig übrig geblieben. Die Reste sind sammt der Endodermis so ziemlich in einer Ebene ausgebreitet. Die in die Rindenreste aufwärts wachsenden Zellen des Umwallungskörpers ($F—F_{II}$) wurden als Haare entwickelt. Vergr. 1 : 300.

Fig. 8. Zellen des Haustoriums (H—i—H) in dem Holze (H z) einer monocotylen Nährwurzel. Ed deren Endodermis. Vergr. 1 : 500.

Fig. 9. Aehnliches Bild. Aufquellen der durch das Haustorium berührten Holzzellen. Vergr. 1 : 500.

Anatomie der Laubblätter, vorzüglich der Blattgrün führenden Gewebe.

Von

O. Loebel.

Hierzu Tafel II und III.

Verzeichniss der zur vorliegenden Arbeit benutzten Werke.

Treviranus: Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts. Band IV. Bremen 1821.

R. Caspary: Ueber Hydrilleen, Anacharideen Endlicher. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Band I. S. 377 bis 513. Berlin 1858.

Derselbe: Aldrovanda vesiculosa. Botanische Zeitung 1859. S. 125.

H. Schacht: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. II. Theil. Berlin 1859.

Schleiden: Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 4. Auflage. Leipzig 1861.

R. Caspary: Ueber die Gefässbündel der Pflanzen. Juliheft der Monatsberichte der preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1862. S. 459.

F. Thomas: Zur vergleichenden Anatomie der Coniferenlaubblätter. Pringsh. Jahrb. Bd. IV. S. 23—63. 1865--66.

G. Kraus: Ueber den Bau der Cycadeenfiedern. Pringsheim's Jahrb. Band IV. Leipzig 1865—66. S. 327.

Askenasy: Abhandlung über die Spaltöffnungen auf den Blättern untergetauchter Pflanzen. Bot. Zeitung 1870. S. 235.

E. Pfitzer: Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsh. Jahrb. Band VIII. S. 16—74. 1872.

Famintzin: Ueber die Entwickelung der Blattspreite von Phaseolus multiflorus. Bot. Zeitung 1875. S. 508.

de Bary: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

F. W. Areschoug: Jemförande undersökningar ofver bladets anatomie. Lund 1878.

Bengt Jönsson: Bidrag till kännedomen om bladets anatomisca byggnad hos Proteaceen. Lund 1880. Inauguraldissertation·

G. Haberlandt: Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebes der Pflanzen. Pringsh. Jahrb. Bd. XIII. 1881.

Pfeffer: Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881.

Tschirch: Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Berlin 1881. Dissertation.

F. Heinricher: Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speciell der deutschen Flora. Pringsh. Jahrb. Bd. XV. 1884.

Eine engere Beziehung zu meiner Arbeit haben die Abhandlungen von Areschoug, Jönsson und Haberlandt, die ich hier etwas genauer behandeln will.

Areschoug theilt die Gewebe der Pflanze in drei Arten ein, nämlich in Rinden-, Gefäss- und das zwischen diesen beiden liegende Grundgewebe. In der Einleitung geht er des Nähern auf die verschiedenen Umbildungen, welche diese Gewebearten, je nach Klima und Standort erfahren und auf die mannigfaltigen Functionen, die sie übernehmen können, ein. Die Entwickelungsgeschichte soll entscheiden, zu welcher Form von diesen drei Gewebearten ein Gewebe gehört.

Beim Uebergang zur Anatomie der Laubblätter spricht er sich für die Gleichwerthigkeit der blattgrünhaltigen Gewebe des Blattes, also des Palisadengewebes und des Schwammgewebes, mit dem äussern und innern Rindengewebe aus. Es stimmt nämlich, wie er

an Eriobotrya japonica Lindl. untersucht hat, das Palisadengewebe, welches aus langen, zur Blattoberfläche senkrecht gestellten, an Blattgrün reichen Zellen besteht, mit dem äussern Rindengewebe, das Schwammgewebe, welches sich aus vielarmigen, sternförmigen, an Blattgrün ärmeren Zellen zusammensetzt, mit dem inneren überein.

Nach dieser Uebersicht über die pflanzlichen Gewebe folgt eine sehr genaue anatomische Einzelbeschreibung der Blätter von etwa 50 Pflanzen aus den Familien der Mono- und Dicotylen und einiger Farne. Zur Erläuterung ist eine Reihe von Tafeln mit Zeichnungen gegeben. Bei der Anatomie des Blattes berücksichtigt er nicht nur den Bau der grünen Blattscheibe, sondern auch den scheidenähnlichen Theil des Blattes und den Blattstiel. Besonders eingehend beschreibt er die Verzweigung der Leitbündel vom Stamm durch den Blattstiel bis zur Blattspitze und die verschiedene Umbildung des blattgrünhaltigen Gewebes zur Mässigung oder Vergrösserung der Wasserverdunstung.

Die besondern anatomischen Einzelheiten, sofern sie für meine Arbeit werthvoll sind, werde ich bei den einzelnen Kapiteln der Blattgewebe angeben.

Zum Schluss giebt der Verfasser eine vergleichende Uebersicht über die innere Organisation der Blätter. Von diesem Resultat der Abhandlung will ich nur die wichtigsten Folgerungen hervorheben.

Er hält die Blätter, bei denen auf beiden Seiten verschiedene Gewebe ausgebildet sind, und die Spaltöffnungen auf der Oberseite fehlen, für die vollkommensten. Bei ihnen ist eine scharfe Trennung in Palisaden- und Schwammgewebe eingetreten. Obwohl beide Gewebe reich an Blattgrün sind, so ist das Palisadengewebe durch seine Lage zum Licht und seinen reicheren Blattgrüngehalt wahrscheinlich das Nährstoffe bereitende Gewebe.

Die Zwischenzellräume und die Spaltöffnungen auf der Unterseite zeigen, dass das Schwammgewebe zur Verdunstung geeignet ist. Das Palisadengewebe dient wegen der kleinen Zwischenzellräume als Schutz gegen übergrosse Verdunstung, namentlich wenn die Spaltöffnungen auf der Oberseite fehlen.

Die Verdunstung ist von der ganzen Organisation des Blattes abhängig. Grosse und dünne Blätter verdunsten mehr als dicke,

welche der Wärme der Luft unzugänglicher sind. Ferner kommt es auf das dünn- oder dickwandige Gewebe und auf die Beschaffenheit des Palisadenparenchyms an.

Ich will den Ausdruck Palisadenparenchym, der vielfach üblich ist, als vox hybrida fortan vermeiden, und die langgestreckten, zur Oberfläche senkrecht gestellten Zellen Pfahlzellen nennen, das ganze Gewebe als Pfahlzellengewebe bezeichnen.

Areschoug sucht nun nachzuweisen, dass bei Pflanzen, die in einem warmen Klima leben, wo die Verdunstung lebhaft ist, das Pfahlzellengewebe mächtiger entwickelt wird als das Schwammgewebe. Wenn aber die Verdunstung gesteigert werden soll, wie z. B. bei Pflanzen an feuchten schattigen Orten, so wird das Schwammgewebe kräftiger ausgebildet. Bei den Farnen besteht oft das ganze Blattgewebe aus Schwammgewebezellen.

Die mehrjährigen Blätter der Pflanzen in einem warmen und trockenen Klima und die überwinternden Blätter des Nordens schützen sich gegen den Einfluss der Temperatur durch ein mehrreihiges Pfahlzellengewebe.

Das Schwammgewebe wird beim Uebergang zum Pfahlzellengewebe an Zwischenzellräumen ärmer. Hier verzweigen sich gewöhnlich die jüngsten und kleinsten Leitbündel. Ist das blattgrünführende Gewebe auf beiden Seiten gleich, so liegen die Leitbündel in der Mitte.

Die Verzweigung der Leitbündel in der Nähe des Pfahlzellengewebes scheint Areschoug eine Stütze für seine vorhin erwähnte Behauptung, dass das Pfahlzellengewebe vorzüglich ein Nährstoffe bereitendes Gewebe ist.

Auch bei den Blättern mit gleichförmigem blattgrünhaltigem Gewebe auf beiden Blattseiten, in welchen die Leitbündelverzweigungen nach allen Seiten zum Pfahlzellengewebe gehen, nimmt Areschoug an, dass die jüngsten Verzweigungen der Leitbündel den Saftaustausch zwischen dem grünen Gewebe und den gröbern Nerven des Blattes bewirken.

Die schwimmenden Blätter der Dicotylen sind zweiflächig, d. h. auf beiden Blattseiten mit verschiedenem blattgrünhaltigem Gewebe ausgestattet. Bei ihnen übernimmt ausschliesslich das Pfahlzellengewebe die Aufgabe der Nahrungsbereitung und Verdunstung, durch

das Schwammgewebe scheint das Schwimmen des Blattes ermöglicht. Ausserdem finden sich die Spaltöffnungen nur auf der Blattoberseite und das Schwammgewebe hat mit wenigen Ausnahmen, wie z. B. bei Batrachium confusum Godr., Polygonum amphibium L. und Nymphaea alba L. kein oder nur wenig Blattgrün, ist aber reich an Lufträumen.

Bei den centrischen Blättern, d. h. solchen, die eine gleichförmige Ausbildung der blattgrünführenden Gewebe zeigen, macht Areschoug drei Unterabtheilungen:

1. mehr oder weniger runde succulente Blätter, welche eine grosse Gruppe von Pflanzen mit gekrümmten Keimling auszeichnen,
2. runde trockene und lederartige Blätter bei den Proteaceen,
3. die Blätter der Coniferen.

Zwischen den centrischen und zweiflächigen Blättern giebt es zahlreiche Uebergänge; die centrischen sind die unvollkommneren. Beide Formen von Bautypen kommen bei den Chenopodiaceen und Caryophylleen vor. Bei Silene inflata zeigen die Blätter eine Mittelform zwischen beiden. Auch die Blätter der Proteaceen und Coniferen zeigen oft Uebergangsformen zwischen diesen beiden Typen.

Die im Wasser untergetauchten Blätter der Dicotylen zeichnen sich durch eine sehr unvollkommene Organisation aus. Das ganze Gewebe wird bei ihnen nämlich von einem gleichförmigen, mehr oder weniger blattgrünführenden Parenchym gebildet, welches grosse Lufträume enthält, wie bei Litorella lacustris L. und Ceratophyllum demersum L., oder gar keine Höhlen besitzt, wie die Blätter von Hottonia palustris und Callitriche in mehreren Arten nach Hegelmaier.

Diese verschiedenen anatomischen Typen der Dicotylen sind besondere Formen eines und desselben Grundtypus, der sich bei ungleichen Lebensbedingungen ändert.

Der Typus von Eryngium paniculatum Laroch. und der Arten von Dracophyllum lässt sich nicht von demselben Grundtypus ableiten, sondern schliesst sich unmittelbar an die monocotylen Typen an. Indessen kommen auch bei ihnen zwei blattgrünhaltige Gewebe wohl getrennt vor, wie dies de Bary für die Arten von Eryngium

angiebt. Die Zahl und Anordnung der Leitbündel gleicht aber dem Typus der Monocotylen.

Die monocotylen Pflanzen zeigen in Bezug auf die Anatomie der Blätter dieselben Typen wie die Dicotylen, aber der Typus von Eryngium und Dracophyllum wird vorherrschend.

Beide Formen des blattgrünführenden Gewebes können entwickelt werden, wenn die Blattscheibe ausgebreitet ist, z. B. bei Philodendron pertusum Kunth.; der ausgezeichnete Monocotylentypus tritt aber hier in der grossen Zahl der Leitbündel im Blattstiel, im Mittelnerv und in den secundären Nerven hervor.

Von den schwimmenden Blättern der Monocotylen bilden Potamogeton natans L., Hydrocharis morsus ranae L. und Hydrocleis Humboldtii Endl. ein Gegenstück zu den schwimmenden Blättern der Dicotylen. Das Grund- und Oberhautgewebe verhält sich bei jenen wie das der fluthenden Blätter der Dicotylen, doch ist das Schwammgewebe an den Nerven stets reicher an Lufträumen, besonders bei Hydrocleis am Mittelnerv.

Die untergetauchten Blätter der Monocotylen stimmen in der Gleichförmigkeit des Grundgewebes mit denen der Dicotylen überein, behalten aber im übrigen den Monocotylentypus, d. h. zahlreiche Leitbündel und grosse Lufträume im Grundgewebe, bei. Das Blattgewebe ist fast immer frei von Blattgrün, so dass die Oberhaut das einzige blattgrünführende Gewebe ist. —

Mit Rücksicht auf die Ausbildung der verschiedenen Typen der blattgrünhaltigen Gewebe ist es mir fraglich, ob es für alle einen bestimmten Grundtypus giebt, aber die äusseren Lebensbedingungen üben nach meiner Meinung jedenfalls einen gewissen Einfluss auf die innere Organisation aus.

Bengt Jönsson berücksichtigt in seinem „Beitrag zur Kenntniss des anatomischen Blattbaues bei den Proteaceen“ nur eine besondere Familie. Aus dieser Abhandlung will ich nur die Entwickelungsgeschichte der Blätter hervorheben.

Jönsson stellt im Gegensatz zu Famintzin, welcher die Gewebe des Blattes aus bestimmten Zellreihen hervorgehen lässt, die Behauptung auf, dass die Entwickelung der Blattgewebe nicht an eine bestimmte Anfangsreihe gebunden ist. Er begründet diese Behauptung durch vergleichende Untersuchungen an Hackea saligna

Knight und Salisbury, Protea conifera L. und Dryandra Güntheri. Famintzin hat durch Untersuchungen an Phaseolus multiflorus gezeigt, dass die Entwickelung des Blattes von 6 ursprünglichen Zell- oder Anfangsreihen ausgeht. Von diesen Reihen bilden die beiden äussersten, also die I. und VI. die Oberhaut, die II. das Pfahlzellengewebe, die III. das Parenchym und die Leitbündel, die IV. theils parenchymatische Zellen, theils Leitbündel und Siebzellen, die V. das Schwammgewebe aus.

Die Ansicht, dass die Leitbündel und die Siebzellen eine bestimmte Lage haben, fand er bei der Untersuchung anderer Papilionaceen bestätigt.

Diese sogenannte Keimblatttheorie kommt nach Jönsson nicht überall bei den Proteaceen zur Geltung. Bei Hackea saligna und Protea conifera legt sich das Blatt als ein convexer Höcker an, der von dem Oberhautgewebe des Stammes bedeckt wird. Die Zellen sind rundlich und enthalten ein gelb gefärbtes Plasma, das sich erst beim weitern Wachsthum lebhaft grün färbt. Es sind hier sechs Anfangsreihen, die sich paarweise an der Spitze mit einer Anfangszelle vereinigen.

Das Wachsthum ist nicht auf die Spitze angewiesen, sondern geht überall in radialer Richtung vor sich, bis 10—12 Zellreihen gebildet sind. Dann beginnen die ersten tangentialen Theilungen und zwar immer in der III. und IV., zuerst aber in der IV. Anfangsreihe. Eine bestimmte Grenze zwischen den Theilproducten des III. und IV. Zelllagers bezüglich der Leitbündel konnte wegen der schnellen Theilung nicht festgestellt werden, doch ist es wahrscheinlich, dass die Siebzellen sich hauptsächlich aus der IV., die Leitbündel und das Parenchym aus der III. Zellreihe anlegen. Die I. und VI. Schicht gehen in die Epidermis über, die II. und V. strecken sich noch mehr in radialer Richtung und bilden schliesslich Pfahlzellengewebe.

Bei diesen beiden Pflanzen stimmt die Entwickelung der Blätter im wesentlichen mit der von Phaseolus überein, anders ist die Anlage bei Dryandra Güntheri. Die Zahl und Lage der Anfangsreihen ist genau dieselbe wie bei Hackea saligna. Die tangentiale Theilung nimmt auch hier in der III. und IV. Zellreihe ihren Anfang, obwohl gar nicht sicher ist, in welcher Reihe sie zuerst beginnt.

Die I. und VI. Anfangsreihe bilden die Epidermis aus, die II. giebt eine zweite Oberhautschicht, die III. das Pfahlzellengewebe. Oft sieht man deutlich, dass die III. Reihe noch eine verstärkende Oberhautschicht bildet; die IV. Reihe entwickelt die Leitbündel und das Parenchym, welches in Schwammgewebe übergeht; die V. bleibt einfach, wird aber nicht zu einem Pfahlzellengewebe ausgebildet, sondern nimmt die Form einer zweiten unteren Oberhautschicht an.

Jönsson bezweifelt daher, dass bestimmte Blattgewebe aus gewissen Anfangsreihen hervorgehen, und somit wird die Ansicht Famintzin's unsicher. Wir werden später sehen, dass die Behauptung Jönsson's durch die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen Haberlandt's gerechtfertigt wird.

Eine eingehende Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der Blätter, besonders der Blattgrün führenden Gewebe, hat G. Haberlandt in seiner oben erwähnten Abhandlung gegeben.

In dieser Arbeit wurde zum ersten Male versucht, den räumlichen Zusammenhang der blattgrünhaltigen Zellen unter einander und ihre Beziehung zum leitenden System klar zu legen. Der Verfasser sucht vergleichend anatomisch zu erläutern, in welcher Beziehung der Bau und die Anordnung der Blattgrün führenden Zellen zum „Assimilationsprocess" d. h. zur Bildung organischer Substanzen, wie Kohlenhydrate aus Kohlensäure und Wasser, stehen und durch diese Beziehung nachzuweisen, dass das Blattgrün führende Gewebe trotz der grossen Verschiedenheit der einzelnen Constructionen physiologisch einheitlich gebaut ist. Daraus schliesst er die anatomisch-physiologische Selbstständigkeit dieses Gewebes, d. h. die Uebereinstimmung der Zellformen mit der Function.

Aus dem innigen anatomischen Zusammenhang des Blattgrün führenden Gewebes mit den parenchymatischen Scheiden der Leitbündel nimmt Haberlandt an, dass die in den Pfahl- und Schwammgewebezellen unter dem Einfluss des Lichts erzeugten organischen Producte durch die parenchymatischen Scheiden nach dem Blattstiel und von hier nach dem Stamm der Pflanze wandern.

Anatomisch hat diese Folgerung grosse Wahrscheinlichkeit, doch bedarf sie noch der experimentellen physiologischen Bestätigung.

Die Zuleitung und die Verarbeitung der rohen durch die Wurzel aufgenommenen Stoffe ist von Haberlandt nicht behandelt worden.

Diese Frage habe auch ich nicht untersucht, vielmehr im Anschluss an Haberlandts Arbeit auf Grund anatomischer Untersuchungen der blattgrünhaltigen Gewebe der Laubblätter versucht, neue Resultate über die Stoffleitung der durch die Blattthätigkeit erzeugten organischen Producte zu gewinnen.

Für die weitere Darstellung der gefundenen Thatsachen wird es zweckmässig sein, die Prinzipien, welche Haberlandt für das Blattgrün führende Gewebe aufstellt, anzugeben. Es sind deren zwei:

1. Einschaltung von Falten und Wänden zum Zwecke der Oberflächenvergrösserung;

2. Ableitung der organischen Producte auf möglichst kurzem Wege.

In Bezug auf das letzte Prinzip unterscheidet er drei Systeme mit zehn Bautypen.

A. Das Blattgrün führende Gewebe dient gleichzeitig als Ableitungsgewebe. Typus 1 und 2; z. B. manche Lebermoose wie Jungermannia scalis, trilobata und laevigata, ferner die Blätter der meisten Laubmoose, wie Hypnum rufescens und splendens, Mnium punctatum; von den Monocotylen Galanthus nivalis L., Leucojum L. Zygadenus glaberrimus und Elodea canadensis. Von den Dicotylen gehören hierher die Arten von Sempervivum z. B. S. tectorum.

B. Die organischen Producte werden aus dem Blattgrün führendenden Gewebe durch ein Ableitungsgewebe abgeführt. Als solches dienen farblose oder blattgrünarme Scheiden. Typus 3—8.

Beispiele für Typus 3: Gladiolus floribundus und imbricatus; Tritonia deusta und Iris germanica. Beispiele für Typus 4: Cyperus longus und pannonicus. Beispiele für Typus 5: Selaginella apus und apoda, zahlreiche Arten der Gattung Allium wie A. coeruleum, ferner Ornithogalum umbellatum, Asphodelus Villarsii und die Phyllodien der Arten von Acacia. Zum Typus 6 rechnet er: Zweige von Spartium junceum, Genista bracteolata, die Stengel von Tunica saxifraga und Zweige der Arten von Asparagus. Beispiele für den Typus 7 liefern die Arten von Pinus, für den Typus 8: Arten von Abies, Thuja plicata und Cryptomeria elegans.

C. Zwischen das Blattgrün führende und das Ableitungsgewebe schiebt sich ein „Zuleitungsgewebe“ ein und vermittelt die Verbindung zwischen ihnen.

Es besteht entweder aus quergestreckten Blattgrün führenden Zellen wie im Typus 9, wozu die meisten Gräser, Carices einige Arten von Cyperus, einige Liliaceen, die Cycadeen und Taxus baccata gehören, oder aus vielarmigen Schwammgewebezellen, Typus 10, wozu Haberlandt die meisten Dicotylen und Farne rechnet.

Dem Licht schreibt der Verfasser keinen bedeutenden Einfluss auf den anatomischen Bau zu, da das Pfahlzellengewebe auf der Oberseite, das Schwammgewebe auf der Unterseite gewöhnlich schon in der Knospenlage des jungen Blattes ausgebildet wird. Bei aufrechten cylindrischen oder flachen Blättern oder Stengeln, welche ringsum oder zu beiden Seiten blattgrünhaltiges Gewebe besitzen, werden dagegen bei einseitiger Beleuchtung nur auf der beleuchteten Seite Pfahlzellen zur Ausbildung gelangen.

Für die Anordnung des blattgrünhaltigen Gewebes ist die Intensität des Lichtes besonders wichtig, daher die oberflächliche Lage des Nährstoffe bereitenden Gewebes wie der Pfahlzellen. Doch steht die Lage und die Form der Pfahlzellen in directem Zusammenhang mit der Stoffleitung, ist nicht unmittelbar von der Beleuchtung abhängig.

Neben der Anatomie beschreibt Haberlandt die Durchlüftung und den mechanischen Schutz des Blattgrün führenden Gewebes, sowie die Entwickelungsgeschichte desselben. In der Entwickelungsgeschichte bestätigt er durch Untersuchungen der Blätter von Ficus elastica, Caragana frutescens und Sambucus nigra die Ansicht Jönsson's, dass die verschiedenen Blattgewebe nicht aus bestimmten Anfangsreihen hervorgehen.

Bei Ficus elastica sind im jungen Blatt 8 Zellschichten, von denen die beiden äusseren die Oberhaut bilden. In der V. und VI. Reihe entstehen kleine Zwischenzellräume. Die mittleren Schichten, also III und IV, theilen sich tangential und bilden die Leitbündel aus; die II. und V. theilen sich radial und bringen das Pfahlzellengewebe hervor. Die Oberhautzellen auf der Oberseite wachsen radial aus, werden drei Mal so hoch als breit und beginnen die Bildung einer mehrschichtigen Oberhaut, die untere Epidermis entwickelt sich nicht so stark.

Bei Caragana frutescens sind 3 Grundgewebeschichten und je eine Oberhautzellreihe. Die mittlere Reihe theilt sich noch tangen-

tial, so dass 4 Reihen zur Anlage vorhanden sind. Die I. dieser 4 Reihen wird durch radiale Theilung zu Pfahlzellen, die II. theilt sich auch radial und aus ihr werden theils Blattgrün führende Zellen, theils die kleineren Gefässe angelegt. Die Zellen der III. und IV. Reihe bleiben isodiametrisch und gehen in Schwammgewebe über.

Bei Sambucus nigra sind ursprünglich 4 Grundgewebelagen, die Zellen der Epidermis sind beiderseits isodiametrisch. Die I. Reihe des Grundgewebes bilden die Pfahlzellen, die II. theilt sich noch tangential und legt die kleineren Gefässe an, die unteren Reihen bleiben unverändert und gehen später in Schwammgewebe über.

Die Zahl der Anfangsreihen ist nach diesen Untersuchungen verschieden, und ein bestimmtes Blattgewebe kann je nach der Pflanze in dieser oder jener Anfangsreihe ausgebildet werden.

Mit dieser Folgerung stimmen die Angaben de Bary's (vergl. Anatomie S. 24) über die Entwickelung der Blattgewebe überein. Es bestehen zwar, wie er schreibt, bestimmte Beziehungen zwischen der ursprünglichen Gliederung des Theilungsgewebes und der Bildung und Anordnung der definitiven Gewebe, diese sind aber nicht überall die nämlichen.

Ueber die mehr oder weniger vollkommen gleiche Ausbildung des Blattgrün führenden Gewebes auf beiden Blattseiten ist neuerdings die vorn erwähnte Abhandlung von E. Heinricher erschienen. Er hält den centrischen Bau für eine Anpassung an starke Besonnung und Trockenheit, doch spielt der letzte Factor nur eine Nebenrolle.

Nach dieser Uebersicht der hier in Betracht kommenden Werke gehe ich nunmehr zu meinen eigenen Untersuchungen über. Ich will die verschiedenen Gewebe des Blattes gesondert betrachten, um durch den Charakter derselben zu prüfen, inwiefern die beiden Sätze Haberlandt's durch den anatomischen Bau ihre Bestätigung finden.

Die Darstellung gliedert sich in vier Kapitel:

1. Die Epidermis.
2. Die Blattgrün führenden Gewebe:
   A) das Pfahlzellengewebe,
   B) das Schwammgewebe,
   C) die parenchymatischen Scheiden.
3. Die Leitbündel.
4. Die Vertheilung der Lufträume.

---

1. Die Epidermis.

Ueber den Bau der Oberhaut hat de Bary eine genaue Beschreibung gegeben und die ältere Litteratur sorgfältig zusammengestellt, so dass ich mich hierüber auf einige Notizen beschränken kann.

Die Cuticula ist besonders stark ausgebildet bei Pflanzen, die in heissen trockenen Gegenden mit einer Regenzeit vorkommen, so bei Myrta pimenta L., Coffea arabica L., Alpinia Cordamomum Roxb., Erytrochiton brasiliense Nees, Rhodamnia trinerva, Brachyglottis repanda Forst., Eriobotrya japonica Lindl. und Veronica speciosa Less.

Nach Areschoug zeigt sich eine erhebliche Verstärkung der Cuticula bei Dracophyllum Traversii Hook., Philodendron pertusum, Rosmarinus offic. L., von denen die beiden ersten tropisch sind; letztere kommt in trockenen und heissen Gegenden der Mittelmeerländer vor und ist gegen Kälte sehr empfindlich. Aber auch bei den in kälteren Klimaten vorkommenden Pflanzen, wie bei Ilex aquifolium L., Buxus sempervirens, Olea europaea L., Viscum album L. findet sich eine verstärkte Caticula.

Die Seitenwände der Oberhautzellen sind häufig porös zur Erleichterung des Stoffverkehrs. Beispiele liefern dafür: Shawia paniculata Forst., Viburnum spec., Vib. odoratissimum, Vib. chinense Zeyh., Armeria vulgaris Willd., Buxus sempervirens L. und Eriobotrya japonica Lindl. Poren in der Aussenwand fand ich ausser den von de Bary angegebenen Fällen bei Cinnamomum ceylanicum und nitidum auf beiden Blattseiten, Areschoug bei Trapa natans.

Die Oberhautzellen sind gewöhnlich tafelförmig, bei einigen Blättern sind die Zellwände wellig oder buchtig, so bei oben erwähnten Arten von Cinnamomum. Schön gewellte Formen zeigen die Oberhautzellen von Talauma mutabilis und Phrynium cylindricum.

Bei Viburnum Opulus L. und Lantana L. besitzen die gewellten Zellwände im Längsschnitt in den Thälern und auf den Erhebungen kleine Höcker und Fortsätze, welche abwechselnd nach der Innenseite derselben oder der Nachbarzellen vorspringen. Aehnliche Ein- und Ausbuchtungen fand Haberlandt an den Oberhautzellen der Gräser. Diese Fortsätze, sowie die Wellung und Verzahnung der Häute dienen wahrscheinlich zur Erhöhung der Festigkeit. Von be-

deutender Grösse und mit zahlreichen Buchten versehen fand ich die Oberhautzellen von Adoxa moschatellina L. Eine ungewöhnliche Grösse erreichen nach Areschougs Angabe die Oberhautzellen in der Mittelpartie von Salsola Kali L. und bei Luzula multiflora Lej.

Eine mehrschichtige Epidermis besitzen nach Pfitzers Untersuchungen über das Hautgewebe die Blätter der Piperaceen, der Arten von Begonia und Ficus.

Das Vorkommen derselben konnte ich bei den Flachstengeln von Phyllanthus spesiosus Jacq., bei den Blättern von Metrosideros tomentosa, Coccoloba uvifera L. feststellen, d. h. vornehmlich an Pflanzen der heissen Zone mit einer Periode der Trockenheit, so dass die mehrschichtige Oberhaut die Pflanzen durch ihren wässerigen Inhalt vor zu lebhafter Verdunstung schützt.

Die unterseitige Oberhaut ist gewöhnlich schwächer entwickelt als die obere und trägt die Spaltöffnungen.

Bei centrischen, aufrecht stehenden, flachen Blättern der Monocotylen sind beide Blattseiten mit Spaltöffnungen versehen, z. B. bei Arten von Allium und Gagea und nach Areschougs Untersuchungen bei Triglochin maritimum L., Philodendron pertusum Kunth, Crocus sativus L. und Arundo Donax L. Bei Triglochin stehen die Stomata in regelmässigen senkrechten Reihen. Derselbe Autor fand, dass von den Dicotylen die Pflanzen mit centrischen Blättern auf beiden Seiten Spaltöffnungen haben, eine Erscheinung, die von Heinricher bestätigt wird. Bei den Blättern mit mehr oder weniger gleichförmigem blattgrünhaltigem Gewebe kommen nach Areschoug beiderseits Stomata vor, z. B. bei Silene inflata Sm., der Landform von Batrachium confusum Schultz, Plantago maritima L., Salsola Kali L. nach der Spitze zu, Sedum album, Elatine hydropiper, wo sie in Reihen geordnet sind. Aber auch bei zweiflächigen Blättern der Dicotylen finden sich beiderseits Spaltöffnungen. Ich fand sie bei Euphorbia splendens Bog., Tussilago Farfara und Salix purpurea, Areschoug bei Helianthus tuberosus und zwar hier mehr auf der Oberseite, bei Polygonum amphibium L. mehr auf der Unterseite, bei Nelumbo lutea Gärtn. auf beiden Seiten nicht zahlreich, aber ausserordentlich sparsam auf der untern Blattfläche.

Bei Saxifraga sarmentosa L. fand Schleiden die Spaltöffnungen in Gruppen auf erhöhten rothen Flecken. Die Oberhaut hat poly-

gonale Zellen, nur wo die Spaltöffnungen liegen, sind die umgebenden Zellen mit welligen Rändern versehen. Nach Treviranus liegen die Spaltöffnungen sehr dicht bei einander. Der Theil der Oberhaut, in welchem sie sich befinden, ist röthlich gefärbt und weit dünner als an den Stellen, wo die Stomata fehlen, und die Oberhautzellen weit grosszelliger sind.

Askenasy fand an der Spitze der Blattzipfel von Ranunculus aquatilis zwischen den daselbst befindlichen Haaren 1—3 Spaltöffnungen angelegt, denen er keine bestimmte physiologische Thätigkeit zuschrieb. Bei Hottonia palustris entstehen nach seiner Darstellung, besonders wenn die Blätter untergetaucht sind, an der Spitze der Blattzipfel einige normal ausgebildete Spaltöffnungen. Das gesammte Zellgewebe der Blattspitze, an der sich die Spaltöffnungen befinden, stirbt vor dem völligen Auswachsen des Blatts ab. Areschoug behauptet auf Grund seiner Untersuchungen hierüber, dass der Blattzipfel nicht abfällt, und nur eine grosse runde Spaltöffnung auf der Spitze des Lappens vorkommt.

Wasserspalten, d. s. Poren zum Durchtritt für abgeschiedene Wassertropfen, finden sich bei Hippuris und Callitriche, Tropaeolum, Colocasia und Aconitum nach de Bary (vergl. Anatomie S. 54). Bei Rochea falcata und bei Hydrocleis an dem Vereinigungspunkt der Nerven beobachtete Areschoug dergleichen Poren.

Die Spaltöffnungen liegen gewöhnlich in gleicher Höhe mit der Oberhaut, können aber auch nach aussen oder innen gewölbt sein. Die Einstülpung nach der Innenseite und die Bildung eines Vorhofs hat Tschirch als eine Schutzeinrichtung gegen übermässige Trockenheit nachzuweisen versucht.

Gute Beispiele für vertiefte Spaltöffnungen geben uns Ficus australis, Metrosideros tomentosa, die Proteaceen und Coniferen. Bei dicht mit Haaren besetzten Blättern sind die Spaltöffnungen oft nach aussen hervorgewölbt, so bei Brachyglottis repanda, deren Blätter einen sehr dichten, steifhaarigen Filz besitzen. Die Stomata werden von zwei Säulenzellen gestützt (s. Taf. II, Fig. 1). Dieselbe Hervorwölbung der Spaltöffnungen finden wir bei Shawia paniculata, deren Blätter mit sternförmigen an einer dickwandigen Stielzelle sitzenden Haaren ausgestattet sind. Der Filz ist recht fest.

Bei den Arten von Petasites, deren Blätter zartwandige und

weiche Haare haben, kommen nur bei den locker behaarten Arten, wie Pet. albus Gärtn. und Pet. officinalis Mnch., hervorgewölbte Spaltöffnungen vor. Am stärksten treten sie bei Pet. offic. hervor, auch bei Tussilago Farfara L. sind die Stomata auf der Blattunterseite etwas nach aussen vorgestülpt; bei den stärker behaarten Blättern von Petasites niveus Baumg. und tomentosus de Cand. liegen sie in der Ebene der Oberhaut. —

---

2. Die Blattgrün führenden Gewebe.

Man unterscheidet, wie schon erwähnt, zweiflächige und centrische Blätter. Bei den ersteren ist das blattgrünhaltige Gewebe auf beiden Seiten verschieden gebaut, die letzteren zeigen eine gleichförmige Ausbildung desselben. Das Blattgrün führende Gewebe setzt sich aus langen cylindrischen oder prismatischen, zur Oberfläche senkrecht gestreckten Zellen, den Palisadenzellen Schachts, unseren Pfahlzellen zusammen. Ausserdem gehören zum blattgrünhaltigen Gewebe sternförmige vielarmige Zellen, die ein lockeres Gewebe mit weiten Zwischenzellräumen bilden. Diese werden wegen der Menge der Zwischenzellräume Schwammgewebezellen genannt. Verschmälern sich die Pfahlzellen nach dem Blattinnern, so werden sie zu den Trichterzellen Haberlandts (s. Pringsheim, Jahrb. Bd. XIII S. 84). Schieben sich Falten senkrecht zur Blattfläche in die Pfahlzellen ein, so nennt sie Haberlandt Armpalisadenzellen.

Bei den Monocotylen Iris, Gladiolus und Tritonia strecken sich die Blattgrün führenden Zellen parallel zur Oberfläche und sind 4–6 Mal breiter als lang.

Bei den Arten von Pinus kommen tafelförmige polyedrische Zellen mit senkrechten und wagerechten, auch seitlichen Falten vor.

Es war eine naheliegende Frage, ob die Blätter der Dicotylen, welche Haberlandt sämmtlich zu seinem zehnten Typus rechnet, eine ähnliche Verschiedenheit im anatomischen Bau zeigen würden wie die Blätter der Monocotylen. Meine Untersuchungen haben sich deshalb vorzugsweise auf die Blätter der Dicotylen erstreckt, doch sind auch die Blätter der Monocotylen nicht unberücksichtigt geblieben. Im allgemeinen zeigen die Blätter der dicotylischen Land-

pflanzen im Bau der blattgrünhaltigen Gewebe grosse Uebereinstimmung, die Elemente bleiben fast immer Pfahlzellen und Schwammgewebezellen. Doch zeigen sich in der Vollkommenheit der Ausbildung zahlreiche Abstufungen.

Betrachten wir zunächst:

A. Das Pfahlzellengewebe.

Die Einschaltung von Falten in die Pfahlzellen hat Haberlandt bei einigen Arten von Sambucus und verschiedenen Ranunculaceen beobachtet. Die Falten sind bei diesen Pflanzen immer senkrecht zur Blattfläche, unter diesen sind aber zwei Formen zu unterscheiden. Während die einen von der Oberhaut senkrecht in das Lumen der Zelle hineinragen und die Zellen auf eine grössere Strecke gleichsam in mehrere Cylinder oder Prismen theilen, treten die andern nur von den Seitenwänden der Zellen aus ein Stück in das Lumen der Zelle hinein.

Solche Falten hat Haberlandt in beiden Formen auch bei einigen Monocotylen und Farnen gefunden, so bei Bambusa Simonii und Elymus canadensis, ebenso fand Kareltschikoff bei einigen Gräsern dergleichen Falten, so bei den Arten von Bambusa, Arundinaria, Elymus und Calamogrostis.

In Bezug auf die Bildung solcher Falten habe ich zahlreiche Blätter der Dicotylen untersucht, fand aber fast immer normal entwickelte Pfahlzellen. Nur die Familie der Caprifoliaceen zeigte die Erscheinung der Faltenbildung häufig. Zuerst beobachtete ich solche Falten bei einer Art Viburnum aus dem botanischen Garten in Berlin, deren Speciesnamen nicht angegeben war. Im Querschnitt zeigten sich die Falten senkrecht zur Blattfläche und ragten von beiden Seiten in das Lumen der Zelle hinein. Ich glaubte hier H-förmige „Armpalisadenzellen", wie sie Haberlandt von Anemone silvestris beschreibt, vor mir zu haben, doch zeigte der Flächenschnitt, dass es nur seitliche Einbuchtungen waren. Die Zellen erschienen 3—5lappig, als ob die einzelnen Zellen zu einer Zellgruppe verschmolzen waren. Es liess sich vermuthen, dass die anderen Arten von Viburnum auch dergleichen Falten zeigen würden. Der anatomische Befund bestätigte dies auch. Bei Viburnum Opulus L. und der Varietät roseum L. konnte man im Querschnitt deutliche

senkrechte oder schräg verlaufende Falten von der Ober- und Unterseite in den Zellen der beiden Pfahlzellenschichten beobachten (siehe Taf. II, Fig. 2). Auch hier hatten die Zellen ein H-förmiges Aussehen. Auf dem Flächenschnitt erwiesen sich auch diese Falten als seitliche Einbuchtungen (siehe Taf. II, Fig. 3). Bei Viburnum Lantana L. konnte ich im Querschnitt von beiden Seiten her senkrechte Falten wahrnehmen, die oft nur kurz waren, oft bis über die Hälfte der Zelle hineinragten. Der Flächenschnitt zeigt uns verschiedene Bilder. Häufig sieht man 2—4lappige Zellen mit seitlichen Einbuchtungen, jedoch giebt es auch Zellen, die bei tieferer Einstellung des Mikroskops als zwei zusammenhängende erscheinen, bei höherer Einstellung zu einer Zelle mit gemeinsamem Umriss verschmelzen, ein Beweis, dass die prismatische Zelle nach oben in zwei Arme zerfällt. Es kommen also hier beide Formen von Falten vor.

Ich habe dann die Familie der Caprifoliaceen auf Faltenbildung genau untersucht und fand noch bei mehreren Gattungen Faltenbildung. So zeigte Vib. odoratissimum und Vib. Sandankwa seitliche Einbuchtungen, Vib. chinense senkrechte Falten. Bei der in unseren Gärten als Zierstrauch angepflanzten Weigelia rosea Lindl. fand ich in der ersten Zellreihe senkrechte Falten von der Epidermis aus und ebenso von der Unterseite in das Lumen der Zelle hineinragend, doch wechseln diese faltigen Zellen mit echten Pfahlzellen ab. Das übrige Blattgrün führende Gewebe ist meistens senkrecht zur Oberfläche gestellt. Dieselbe Anordnung bei der Faltenbildung zeigt Sambucus Ebulus L.

Zwischen den Falten befand sich Luft auf der äusseren Seite, auf der inneren in den Pfahlzellen beiderseits ein Beleg von Blattgrünkörnern, so dass die Zahl derselben dadurch erhöht wird. Nach Haberlandt beträgt die Flächenvergrösserung $1/3$ bis $1/2$ in einer Zelle.

Bei Adoxa moschatellina kommen auch oft Falten in den Blattgrün führenden Zellen vor, doch sind diese keine Pfahlzellen, sondern sie strecken sich parallel zur Blattfläche und sind in dieser Richtung doppelt so lang als in der dazu senkrechten. Fig. 4 auf Taf. II, zeigt uns eine grüne Zelle mit einer Falte.

Zeigen nun schon die gabelig getheilten Pfahlzellen eine gewisse Vervollkommnung, so steigert sich dieselbe noch, wenn sich

die radialen Wände vollständig ausbilden, wenn also nur echte Pfahlzellen auftreten, denn dadurch tritt eine noch bedeutendere Oberflächenvergrösserung ein.

Bei Linnaea borealis L., Symphoricarpus racemosa Mich. und mehreren Arten der Gattung Lonicera, wie L. caprifolium L., periclymenum L., tartarica L., coerulea L. fand ich wohl entwickelte Pfahlzellen. Bei den erwähnten Arten von Lonicera sind sie 4—7 Mal länger als breit. An den Stellen, wo sie im Verhältniss zum Querdurchmesser zu lang erscheinen, sind Querwände eingeschoben.

Bei den Monocotylen kommen Lufträume zwischen den Häuten zweier Zellen häufig vor und bedingen gewisse Ein- und Ausbuchtungen in denselben, doch kann man diese nicht als Falten auffassen.

Anders ist es bei Smilax medica Schlechtd. und Sm. scabriuscula. Hier sind die Zellen im Flächenschnitt drei- bis fünflappig und zeigen nach innen vorspringende seitliche Einbuchtungen.

Das Prinzip der Einschaltung von Falten und Ausbildung von Wänden zum Zwecke der Oberflächenvergrösserung findet in diesen Fällen also seine volle Bestätigung und ausgiebige Anwendung.

Was die Beschaffenheit der Pfahlzellen betrifft, so haben sie meistens dünne Häute, die aus reiner Cellulose bestehen. Sind die Wände dick, so enthalten sie stets zahlreiche Poren wie bei Camellia japonica und Olea aquifolium, nach Areschoug bei Trapa natans. Am Leitbündel werden die Zellen gewöhnlich kürzer und nehmen auch an Zahl ab.

In Bezug auf die Anordnung der Blattgrün führenden Gewebe finden wir, wie oben erwähnt, bei den Landpflanzen der Dicotylen in ihrer Beziehung zum Leitbündel und dessen Scheide verschiedene Abstufungen.

Den Bau des Blattes in seiner vollkommensten Ausbildung hat Haberlandt an Ficus elastica in seinem zehnten Typus ausführlich beschrieben. Das Blattgrün führende Gewebe setzt sich hier aus 2 Pfahlzellenschichten zusammen, die obere besteht aus Zellen, die 6—8 Mal länger als breit und nur durch kleine Zwischenzellräume getrennt sind. Die Zwischenzellräume nehmen nach der Blattunterseite an Grösse zu, das Gewebe wird lockerer. Dies zeigt sich schon in der zweiten Pfahlzellenschicht, deren Zellen 3—5 Mal länger als breit sind. An das Pfahlzellengewebe schliessen sich die soge-

nannten Sammelzellen, welche die organischen Produkte nach dem Blattinnern abführen sollen, entweder direkt oder durch Vermittelung der Schwammgewebezellen nach den blattgrünarmen Scheiden, die nach Haberlandt als Ableitungsgewebe dienen. Die untere Blatthälfte ist von lockerem Schwammgewebe erfüllt, auf der unteren Grenzfläche kommt noch eine kurze Pfahlzellenschicht zur Entwickelung. Die Leitbündel bestehen gewöhnlich aus Gefässen und Holzstumpfzellen, das sind parenchymatische Zellen in der Umgebung des Leitbündels, die oft Stärke führen, auf der Oberseite, Siebzellen auf der Unterseite, tangential auf beiden Seiten liegen sichelförmige Bastbelege.

Diesen vollendeten typischen Bau zeigen neben anderen Arten der Gattung Ficus, wie F. australis, costaricensis, infectoria und carica, zahlreiche Blätter von Pflanzen anderer Familien, so die Oleaceen: Olea fragrans, O. emarginata Lam., O. aquifolium, Syringa vulgaris L., ferner Theobroma Cacao (Taf. II, Fig. 5), Villaresia grandiflora Ruiz, Cocculoba uvifera L., Achras sapota, Magnolia grandiflora L., Skimmia fragrans, Arten von Viburnum (Taf. II, Fig. 2), Nerium Oleander L., Brachyglottis repanda Forst., Erica vagans L., Swietonia Mahagoni L., Eriobotrya japonica und Santalum album.

Zu diesem will ich noch einige Pflanzen hinzufügen, deren Blätter von Areschoug untersucht sind: Ilex aquifolium L., Buxus sempervirens L., Olea europaea L., Rosmarinus officinalis L., Nymphaea alba L. und Nuphar luteum Sm.

Bei anderen Blättern ist das Pfahlzellengewebe auf eine Schicht reducirt, die Verbindung mit dem Schwammgewebe oder mit der Strangscheide wird entweder durch kurze Zellen, die senkrecht zur Blattfläche stehen, oder durch parallel zur Oberfläche verlaufende Zellen besorgt. Im unteren Theil des Blattes liegt das Schwammgewebe. Beispiele für diesen Bau liefern die Blätter von:

Symphoricarpus racemosa Mich., Arten von Lonicera, Hedera helix, Passiflora quadrangularis L., Symphytum officinale L. (Taf. III, Fig. 5 zeigt einige Zellreihen der Blattoberseite), ferner Cinnamomum ceylanicum, Helleborus hybridus, Brosimum alicastrum Swartz, Euphorbia splendens Bog., Anamirta cocculus Wight, Caesalpinia brasiliensis Sw., Philodendron pertusum Kunth und Asarum europaeum L.

Eine besondere Form dieser Ausbildung entsteht, wenn das

vermittelnde Gewebe zwischen dem Pfahlzellengewebe und den Leitbündeln ausfällt. Die Leitbündel schliessen sich mit ihren Scheiden unmittelbar an die Pfahlzellen, der Raum zwischen ihnen wird durch Schwammgewebe ausgefüllt. Einen solchen Bau habe ich beobachtet an den Blättern von:

Coffea arabica L., Diospyros Ebenum, Aphelandra imperialis (Taf. II, Fig. 6), Aphelandra Roezli und Erythroxylon Coca Lam.

Bei anderen Pflanzen ist das blattgrünhaltige Gewebe nur wenig ausgebildet. So hat die Magnoliacee Drimys Winteri Forst. drei senkrecht zur Blattfläche stehende Schichten, deren Zellen kurz, doppelt so lang als breit sind. Die übrigen Schichten sind Schwammgewebe und verlaufen parallel zur Blattfläche. Auch die Magnoliacee Talauma mutabilis Blume besitzt ein wenig entwickeltes Blattgrün führendes Gewebe. Die Zellen laufen im Querschnitt sämmtlich parallel zur Blattoberfläche, nach der Unterseite wird ihr Verband etwas lockerer. Ebenso sind bei Chloranthus officinalis Blume alle Zellreihen parallel zur Blattfläche gestreckt. Auch unter den von Areschoug untersuchten Blättern kommen Formen mit fast gleichförmigem blattgrünhaltigem Gewebe vor.

So fand Areschoug bei Franciscea spec. nur eine einfache Reihe von kurzen Zellen auf der Oberseite, die sich nach unten abschmälern und Zwischenzellräume besitzen. Bei Helianthus tuberosus L. besteht das Pfahlzellengewebe nur aus einem Lager, die Zellen sind aber lang radial gestreckt; ebenso kommt bei Saxifraga sarmentosa nur eine Reihe von Pfahlzellen mit wenig Zwischenzellräumen vor. Darunter liegen runde Zellen. Bei Silene inflata Sm. bleibt das Gewebe in der Scheide und im grünen Theil gleichförmig, nur enthält es im letzteren Blattgrün. Unter der Oberhaut setzt sich das Gewebe aus senkrecht stehenden quadratischen Zellen zusammen und enthält Zwischenzellräume. Im innern Rindengewebe zeigt sich eine ähnliche Zellenreihe mit unregelmässigen kantigen meist isodiametrischen Zellen, die dicht an einander schliessen.

Bei Batrachium confusum kommt nach Areschoug eine doppelte Reihe von Pfahlzellen vor, die aber nicht scharf vom Schwammgewebe gesondert ist. Die Schwammgewebezellen schieben sich dazwischen, so dass das Pfahlzellengewebe von zahlreichen Zwischenzellräumen unterbrochen wird.

Viscum album zeigt kein ausgebildetes Pfahlzellengewebe; beide Blattseiten fand ich gleich entwickelt, die grünen Zellen haben keine bestimmte Stellung.

Ebenso fehlt den Flachstengeln von Phyllanthus speciosus Jacq. das Pfahlzellengewebe und wird beiderseits durch ein mehrschichtiges blattgrünhaltiges Gewebe aus isodiametrischen Zellen ersetzt. In der Mitte liegt das blattgrünärmere Schwammgewebe.

Der anatomische Bau zeigt in verschiedenen Gattungen derselben oder nahe verwandter Familien oft bedeutende Unterschiede, z. B. bei den Magnoliaceen und Wintereen. Während Talauma mutabilis und Drimys Winteri ein ziemlich gleichförmiges Blattgrün führendes Gewebe aufweisen, hat Magnolia grandiflora wohl ausgebildete Pfahl- und Schwammgewebezellen.

Oft treten in derselben Species Verschiedenheiten auf; so habe ich solche bei Salix fragilis L. beobachtet. Bei Salix fragilis femina besteht das blattgrünhaltige Gewebe aus 4 bis 5 senkrecht zur Blattfläche gerichteten Schichten. Die Zellen nehmen in den unteren Reihen an Länge ab, die Grösse der Zwischenzellräume bleibt aber durch das ganze Blattgewebe gleich; in Folge dessen fehlt hier das typische Schwammgewebe, das Blatt ist luftarm. Bei Salix fragilis mas sind dagegen nur die beiden obersten Schichten, bisweilen auch drei zu Pfahlzellen ausgebildet, die anderen zeigen keine bestimmte Anordnung. Die Zellen bilden ein lockeres Gefüge, die Schwammgewebezellen besitzen aber nur wenige kurze Fortsätze.

Einen ähnlichen Bau wie Salix fragilis femina zeigt nach Areschoug's Untersuchungen Eryngium paniculatum Laroch. Das Blattgrün führende Gewebe besteht hier auch aus mehreren Reihen cylindrischer Zellen, welche sich dicht an die Leitbündel anschliessen

Wir sehen also, dass bestimmte Gattungen derselben Familie, selbst dieselbe Species in der Form und Ausdehnung des blattgrünhaltigen Gewebes bedeutende Unterschiede darbieten, und dass diese Gewebe mehr oder weniger vollkommen sind.

Bei gewissen Gattungen in anderen Familien finden wir einen übereinstimmenden Bau, so bei einigen Arten der Gattung Olea, ferner bei Camphora offic. und Cinnamomum ceylanicum unter den Laurineen, bei Erica vagans und Azalea pontica unter den Ericaceen.

Bemerkenswerth ist noch, dass bei Euphorbia splendens Bog.

und Salix purpurea, die auch auf der Blattoberseite Spaltöffnungen haben, blattgrünreichere Gruppen von Pfahlzellen mit blattgrünärmeren abwechseln und zwar liegen die ersteren um die Spaltöffnungen herum, ein sicheres Zeichen für die gegenseitigen Beziehungen.

Bei einigen Monocotylen fand ich in Bezug auf die Blattgrün führenden Gewebe Ergebnisse, die einestheils von Haberlandt noch nicht beschrieben sind, anderntheils mit den von ihm gefundenen Resultaten nicht übereinstimmen.

Bei Fritillaria imperialis L. und Fr. persica zeigen die blattgrünhaltigen Zellen auf dem Querschnitt keine bestimmte Stellung. Bald stehen sie senkrecht zur Blattfläche, bald strecken sie sich schräg oder parallel zu derselben. Im tangentialen Schnitt erscheinen sie als grosse Zellen in Form eines schiefen Kreuzes oder eines Hammers mit einer oder zwei Spitzen. Sie strecken sich theils senkrecht, theils schräg oder parallel zu den längsverlaufenden Leitbündeln.

Von Haberlandt's Angaben abweichende Resultate erhielt ich bei den Arten von Allium und Ornithogalum, die Haberlandt zu seinem V. Typus rechnet. Die Charakteristik desselben lautet: (Pringsheim Jahrb. Bd. XIII S. 124): „Die Zellen des Assimilationsgewebes sind gestreckt und bilden ein Palisadengewebe. Das Ableitungsgewebe breitet sich unter demselben aus und steht mit den Gefässen in keiner Beziehung. Vertreten ist dieser Bau besonders durch Monocotylen".

Dazu rechnet Haberlandt die Arten von Allium, giebt eine genaue Beschreibung von Allium coeruleum und scheint diesen Bau für die anderen Arten von Allium als allgemein anzusehen. Nach seiner Darstellung sollen die Blätter im Querschnitt ein kurzes lückenloses Pfahlzellengewebe aufweisen, nach der Innenseite sollen blattgrünärmere isodiametrische Zellen folgen. Im radialen Längsschnitt sollen die Pfahlzellen gelockert sein, darunter eine Schicht blattgrünhaltiger Trichterzellen liegen, dann grüne Zellen folgen, die parallel der Oberfläche verlaufen.

Dieser anatomische Charakter kommt aber nicht allen Arten von Allium zu.

Allium cepa L. besitzt zwei wohl entwickelte Pfahlzellenreihen, deren Zellen locker angeordnet und durch seitliche Zwischenräume

getrennt sind. Ebenso zeigt A. Porrum L. 2 Pfahlzellenreihen. Im radialen Längsschnitt stehen die Pfahlzellen meist senkrecht zur Blattfläche, zuweilen etwas schief, die anderen Schichten strecken sich parallel zu ihr. Bei A. Porrum und A. ophioscordon Don kommt auch auf der Unterseite eine Pfahlzellenschicht vor, deren Zellen die Blattfläche unter schiefem Winkel schneiden.

Bei den breitblätterigen Arten von Allium wie A. ursinum L. und A. Victorialis L. weicht der anatomische Bau aber völlig von diesem Typus ab. Im Querschnitt strecken sich die blattgrünhaltigen Zellen parallel zur Blattfläche, stehen senkrecht zu den Leitbündeln und sind 3—5 Mal breiter als lang. In der Mitte des Blattgewebes nimmt der Gehalt an Chlorophyll ab, nach der Unterseite, bei A. ursinum auf der morphologischen Oberseite wird das Gewebe schwammig. Bei A. ursinum ist bekanntlich infolge einer Drehung des Blattstiels die morphologische Blattunterseite mit blattgrünreicheren Zellen ausgestattet. Auf dem radialen Längsschnitt erscheinen die Zellen rundlich, die Leitbündel verlaufen parallel zur Blattfläche. Im tangentialen Schnitt strecken sich die Blattgrün führenden Zellen senkrecht zu den in der Längsrichtung gedehnten Oberhautzellen, also parallel der Oberfläche des Blattes in der Querrichtung. Sie bilden Querreihen, die theilweise durch Zwischenräume getrennt sind (Taf. III, Fig. 7).

Dieser Bau ist ähnlich dem von Tritonia und Iris, würde also zum III. Typus Haberlandt's gehören. Dieselbe anatomische Ausbildung finden wir bei Convallaria majalis L. und Polygonatum multiflorum All. Acht Zellreihen verlaufen hier in der Querrichtung, senkrecht zu den längsverlaufenden Leitbündeln.

Wir haben also bei den Arten von Allium zwei verschiedene Anordnungen kennen gelernt, und man könnte die Frage aufwerfen, welche von beiden für die Ableitung der organischen Stoffe auf kürzestem Wege vortheilhafter ist. Genauere Messungen über die Abstände der Leitbündel von einander auf Längs- und Querschnitten ergaben, dass die Leitbündel bei den mit Pfahlzellen ausgestatteten Arten näher aneinander liegen als bei den anderen Arten, ausserdem befinden sich bei jenen zwischen den grösseren Leitbündeln kleinere, abwechselnd auf der Ober- und Unterseite. Die Ausbildung der Pfahlzellen scheint in diesem Falle recht vortheilhaft, da die orga-

nischen Stoffe bei ihrer Wanderung schnell und leicht die Leitbündel erreichen können. Bei den Arten, bei denen die blattgrünhaltigen Zellen parallel zur Blattfläche in der Querrichtung ausgedehnt sind, stehen die Leitbündel weiter auseinander. Pfahlzellen würden, besonders in der Mitte zwischen zwei Bündeln einen Umweg veranlassen, da die bereiteten Nährstoffe zuerst eine zur Blattfläche senkrechte, dann eine wagerechte Richtung einschlagen müssten. Durch die Strömung parallel der Oberfläche oder in schräger Richtung nach der tiefer liegenden Schicht wird dieser Umweg vermieden, die Verbindung also erleichtert. Es eignen sich daher beide Bauarten für die günstige Ableitung der organischen Producte gleich gut.

Bei der japanischen Conifere Gingko biloba besteht das Blattgrün führende Gewebe ähnlich wie bei einigen Arten von Allium aus Zellen, die parallel der Oberfläche in der Querrichtung verlaufen. Auch das Schwammgewebe ist in Querreihen, senkrecht zu den Leitbündeln angeordnet, die einzelnen Reihen stehen durch längs oder schräg gestreckte Zellen in Verbindung. Die Nerven des Blattes zeigen eine fächerförmige Vertheilung, die einzelnen Aeste gabeln sich noch, so dass 4—6 Querreihen grüner Zellen zwischen zwei Leitbündelsträngen zu liegen kommen.

Die blattgrünhaltigen Zellen von Lilium martagon L., Arten der Gattung Funkia, Veratrum album L. und nigrum, Polygonatum latifolium Desf. sind im Querschnitt auch parallel zur Oberfläche ausgedehnt; im Flächenschnitt strecken sie sich bald parallel dem Längsdurchmesser des Blattes, bald parallel dem Querdurchmesser.

Ich will hier einige Bemerkungen über den anatomischen Bau der von Areschoug untersuchten Blätter der Monocotylen einfügen.

Bei Crocus sativus All. sind die Blattgrün führenden Zellen im Querschnitt auf der Aussenseite rundlich, ähnlich den Pfahlzellen, stehen aber nicht senkrecht zur Blattfläche. Auf der Innenseite kommen zwei Reihen Pfahlzellen vor.

Anthericum Liliago L. hat ein gleichförmiges Grundgewebe aus runden blattgrünhaltigen Zellen, die in verticalen Längsreihen angeordnet sind. Die Wände sind wellig, und daher entstehen grössere Zwischenräume zwischen den Zellen.

Bei Erythronium dens canis L. liegen sämmtliche Zellenreihen

des grünen Gewebes parallel zur Oberfläche. Im tangentialen Schnitt ordnen sich die Zellen in regelmässigen Reihen und sind mit welligen Häuten versehen. Im unteren Theil liegen die Reihen unregelmässig und das Gewebe wird durch grössere Zwischenzellräume schwammig.

Luzula multiflora Lej. hat auf der Blattoberseite 3—4 Reihen blattgrünhaltiger isodiametrischer Zellen, die im Längsschnitt regelmässig geordnet erscheinen. Auf der Unterseite sind sie im Längsschnitt mehr längsgestreckt, kurz cylindrisch und lockerer vereinigt.

Dieselbe Anordnung fand Areschoug bei Uncinia rubra Boott; nur kommen hier zwischen den Leitbündeln grössere Gruppen farbloser Zellen vor, die als Schwellgewebe fungiren.

Bei Zostera marina ist das Grundgewebe farblos; in ihm kommen vereinzelte Bastzellen vor.

Zu demselben Typus V führt Haberlandt die Gattung Ornithogalum auf und giebt eine ausführliche Beschreibung von Orn. umbellatum. Nach seiner Darstellung schliessen im Querschnitt je zwei Pfahlzellen zusammen und grenzen an eine rundliche Ableitungszelle. Auf der Unterseite sind auch Pfahlzellen entwickelt, sie bilden aber kein lockeres Gewebe.

Diesen Bau zeigten die Querschnitte auch bei meinen Untersuchungen. Dagegen weichen meine Beobachtungen in Bezug auf den radialen Längsschnitt von dem anatomischen Befund Haberlandt's ab.

Wie aus H.'s Beschreibung zu ersehen, stehen die Pfahlzellen im radialen Längsschnitt senkrecht zur Blattoberfläche und sind durch Luftspalten, die breiter als die Zellen selbst sind, getrennt. Dergleichen Bilder habe ich nicht beobachtet. Bei den von mir untersuchten Arten: Orn. umbellatum L., nutans L. und narbonense standen die Pfahlzellen fast durchgängig schräg zur Blattfläche und zeigten verhältnissmässig kleine Zwischenräume. Zwar wurden die einzelnen Zellen durch Zwischenzellräume oft völlig getrennt, doch übertrafen die Zwischenräume die blattgrünhaltigen Zellen niemals an Breite. Oft spitzten sich die Zellen nach unten keilförmig zu, dann nahmen die Zwischenzellräume erst in der Mitte ihren Anfang (vergl. den radialen Längsschnitt von O. umbellatum Taf. II, Fig. 7).

Bemerkenswerth ist, dass Areschoug eine ähnliche Abbildung von Narcissus poëticus giebt. Auch hier liegen die unter der Ober-

haut befindlichen blattgrünhaltigen Zellen im radialen Längsschnitt schief zur Blattfläche und weichen nach der Innenseite weiter auseinander. Von der Richtigkeit dieser Angabe habe ich mich überzeugt.

In Bezug auf die Schiefstellung der Zellen zur Blattfläche verhalten sich die drei Arten von Ornithogalum verschieden. Bei O. umbellatum beträgt der Winkel 50—60°, doch geht er bis 42° herab und erreicht seinen grössten Werth bei 85°. Bei O. nutans liegt der Neigungswinkel zwischen den Grenzwerthen 46° und 78°, beträgt also im Durchschnitt 62°. Bei O. narbonense schwankt der Winkel zwischen 52° und 64°, beträgt also im Durchschnitt 58°. — Diese schiefe Lage der Zellen bedingt natürlich eine Verlängerung der Strombahn für die bereiteten Nährstoffe, da die Hypotenuse eines rechtwinkligen Dreiecks grösser ist als die Kathete. Die organischen Producte werden also in diesem Fall nicht auf dem kürzesten Wege abgeleitet. Eine Verschiebung der Zellen beim Präpariren bleibt ausgeschlossen, da ich diese Erscheinung wiederholt an den drei Species beobachtet habe. In der Fläche sind die Zellen bei allen drei Arten nicht in Querreihen, wie Haberlandt meint, sondern in Längsreihen angeordnet.

Dieselbe Schiefstellung der Pfahlzellen finden wir im Blüthenstengel von Armeria vulgaris Willd. Das grüne Gewebe liegt peripher und scheidet, wie ich mich überzeugt habe, Sauerstoff aus. Wenn man frische Stengelstücke in einen mit Wasser gefüllten Cylinder unter Luftabschluss dem Lichte aussetzt, so findet ein regelmässiges Aufsteigen von Gasblasen statt. Das dauert 1 bis 2 Tage fort, ein Zeichen für den Stoffwechsel im Stengel.

Sehen wir uns nun die Anatomie des Blattgrün führenden Gewebes im Stengel von Armeria etwas genauer an. Im Querschnitt liegt unter der dickwandigen Oberhaut ein kurzes Pfahlzellengewebe, darunter nach der Mitte des Stengels drei Schichten mit rundlichen blattgrünhaltigen Zellen, dann folgen kleinere Leitbündel in geringen Abständen, die wahrscheinlich die bereiteten Nährstoffe aufnehmen. Nach dem Innern zu liegt ein starker Ring von Bastzellen, an den sich die inneren Leitbündel mit den Siebzellen anlehnen; nach dem Mittelpunkt zu liegen die Holzstumpfzellen, ferner die Gefässe und das Markgewebe. Im radialen Längsschnitt nehmen die Pfahl-

zellen eine schiefe Stellung zur Stengelfläche ein, sie sind nach dem Mark zu geneigt, die andern drei bis fünf mit Blattgrün versehenen Schichten laufen ihr parallel, ebenso die äussern zartwandigen Leitbündel (Taf. II, Fig. 8). An dem wachsthumsfähigen Theil des Stengels unter der häutigen Scheide strecken sich die Zellen der äussersten blattgrünhaltigen Schicht unmittelbar unterhalb der Blüthe parallel zur Oberfläche und sind noch nicht zu Pfahlzellen ausgebildet. In tieferen Zonen findet eine Verschiebung der radialen Wände statt, später wachsen die Zellen in die Länge und wandeln sich in Pfahlzellen um. Der Winkel, unter dem sie die Stengelfläche schneiden, schwankt zwischen 30 und 60°.

Auch in diesem Falle wandern die Nährstoffe nicht auf möglichst kurzem Wege aus. Wie Haberlandt gezeigt hat, ist oft die horizontale Lage der blattgrünhaltigen Zellen für die schnelle Fortschaffung der organischen Substanzen aus dem ganzen Organ von Vortheil, z. B. in dem Halm von Juncus glaucus. Indess kann die schnelle Stoffleitung nicht der Grund für die Schiefstellung der Pfahlzellen im Stengel von Armeria vulgaris sein, da die Blätter dieser Pflanze auf beiden Seiten mit guten Pfahlzellen ausgestattet sind, also dem Stengel reichlichen Nahrungsstoff liefern können. Wir sehen also, dass die Schiefstellung der Pfahlzellen nicht im Dienst der Stoffleitung auf kürzestem Wege steht. Ob das Licht dabei eine Rolle spielt, müsste eine nähere experimentelle Untersuchung lehren. —

Der andere, gewöhnlich auf der Blattunterseite gelegene Theil des Blattgrün führenden Gewebes ist:

B) Das Schwammgewebe.

Die Form der Schwammgewebezellen ist meist sternförmig, vielarmig. Einige Fortsätze der Zelle schliessen sich an die Pfahlzellen, die andern vermitteln die Verbindung mit andern Schwammgewebezellen oder mit den parenchymatischen Scheiden. Das Schwammgewebe enthält meistens wenig Blattgrün; bei Saxifraga sarmentosa L., Limnanthemum nymphaeoides Lk. und Trapa natans L. führt es Stärke nach Areschoug's Angaben.

Das Schwammgewebe von Rochea falcata enthält, wie Areschoug mittheilt, wenig Blattgrün, aber viel Stärke und Wasser,

ist hier also ein wasserführendes Gewebe. Bei Triglochin maritimum L. ist das Schwammgewebe farblos, nur in der Nähe der Pfahlzellen führt es etwas Blattgrün. Oft übertrifft das Schwammgewebe an Mächtigkeit das Pfahlzellengewebe beträchtlich, so bei Aphelandra imperialis (Taf. II, Fig. 6), Erythroxylon Coca und Diospyros Ebenum.

Nach den Untersuchungen von Areschoug ist es besonders mächtig ausgebildet in den Blättern von Tilia ulmifolia Scop., wo es $^2/_3$ des ganzen Blattes erfüllt und reich an Zwischenzellräumen, Krystallen und Schleim ist, ferner von Rosmarinus offic. L. Franciscea spec., Trapa natans L., Nuphar luteum Sm., Euryale ferox Salisb., Agapanthus umbellatus L'Hérit. und Platycerium alcicorne Desv.

Wegen des porösen Charakters eignet sich das Schwammgewebe bei den Landpflanzen besonders zur Durchlüftung und zur Erhöhung der Verdunstung. Es liegt gewöhnlich auf der Blattunterseite, welche mit Ausnahme der untergetauchten und fluthenden Blätter ausschliesslich oder doch überwiegend die Spaltöffnungen trägt. Diese sind nun nach Sachs und Pfeffer die Ausführwege des intercellularen Durchlüftungssystems. Da das Schwammgewebe nun reich an Zwischenzellräumen ist, so wird es zur Durchlüftung des Blattes wesentlich beitragen. Andererseits begünstigt das Schwammgewebe durch seinen Reichthum an Zwischenzellräumen, welche von Wandungen begrenzt sind, die leicht Wasserdampf abgeben, die Verdunstung. Die Zwischenzellräume werden mit Wasserdampf gefüllt, und dieser gelangt durch die Spaltöffnungen nach aussen. Wenn auch die Abgabe des Wasserdampfes auf diesem Wege wegen des langsamen Gasaustausches durch die engen Ausfuhrgänge mit der atmosphärischen Luft nur gering ist, so verdunstet doch mehr Wasser auf der mit Spaltöffnungen versehenen Blattseite, als auf der anderen.

Bei Pflanzen, deren blattgrünhaltiges Gewebe durchweg eine zur Blattoberfläche senkrechte Stellung hat, sind auch die Zellen des Schwammgewebes verändert. Während sie sonst ein schönes Maschenwerk bilden, erscheinen sie hier rundlich im Flächenschnitt, und die Zwischenzellräume sind dann verkleinert.

Die fluthenden, schwimmenden und untergetauchten Blätter haben ein Schwammgewebe, welches reich an Lufträumen ist. Rundliche Zellen mit grossen Zwischenzellräumen finden wir im Schwammgewebe von Petasites tomentosus und Armeria vulgaris. Locker und verschieden gestaltet, aber mit wenigen Armen versehen, sind die Schwammgewebezellen von Coccoloba uvifera, Petasites off. und Hedera helix.

Ein fast lückenloses Gewebe bilden sie bei Metrosideros tomentosa, Guajacum off., Veronica speciosa Less., macrocorpa und salicifolia, Salix purpurea und S. fragilis femina L., ausserdem nach Areschoug bei:

Platycerium alcicorne Desv., Agapanthus umbellatus L'Hérit., Silene inflata Sm. (sehr dicht), Helianthus tuberosus L. und Nelumbo lutea.

Bei Batrachium confusum ist nach Areschoug's Angabe das Schwammgewebe reich an Blattgrün, aber ohne Zwischenzellräume. Farblos und schleimig ist es bei Agapanthus umbellatus, nur in den dünneren Kanten ungefärbt bei Eryngium paniculatum.

Solch ein dichtes Schwammgewebe wird eine Verringerung der Verdunstung zur Folge haben, wenn gleichzeitig durch eine dicke Cuticula, oder eine starkwandige Oberhaut, durch die Vertiefung der Spaltöffnungen oder durch Haare ein Schutz gegen die äusseren Einflüsse geboten ist. Dergleichen Schutzvorrichtungen finden wir aber bei unseren Weiden nicht, dagegen zeigt sich bei Metrosideros tomentosa, einer neuholländischen Myrtacee, auf beiden Seiten eine zweischichtige Oberhaut; die Spaltöffnungen sind ausserdem durch einen Wulst geschützt. Ebenso besitzt Veronica speciosa aus China beiderseits eine dicke Cuticula, die Spaltöffnungen sind nur wenig vertieft. Diese Einrichtungen sind geeignet, die Herabsetzung der Verdunstung herbeizuführen.

Die Wände der Schwammgewebezellen sind meistens dünn, doch giebt es einige Ausnahmen. Olea aquifolium, Viburnum spec, Vib. odoratissinum und chinense, Eriobotrya japonica haben dickwandige Schwammgewebezellen.

Bei Camellia japonica und Olea aquifolium sind die Zellen durchweg dickwandig und porös; bei den anderen wechseln die dickwandigen mit dünnwandigen ab. Die dickwandigen hängen ge-

wöhnlich zusammen und liegen in der unteren Blatthälfte. Vergl. den Querschnitt von Viburnum spec. auf Taf. III, Fig. 1, wo dünn- und dickwandige Zellen neben einander vorkommen. Oft lehnen die Zellen mit verstärkter poröser Haut direct an die Strangscheiden, oft sind sie durch 1 bis 2 Reihen dünnwandiger Zellen von ihnen getrennt. Sie dienen wahrscheinlich zur Erhöhung der Festigkeit.

Durch diese Verdickungen erleidet der Stoffaustausch keine Störung, denn überall, wo sich die Zellen mit den Wänden berühren, sind diese dünnwandig oder porös, dagegen nach den Zwischenzellräumen hin verdickt.

Bei Ilex aquifolium und Buxus sempervirens fand Areschoug ein dickwandiges aber poröses Schwammgewebe.

Bei Veronica speciosa und Viscum album sind sämmtliche Zellwände, auch die der auf der Oberseite gelegenen Blattgrün führenden Zellen verdickt. Doch auch hier finden sich Poren in denselben, um den Stoffaustausch nicht zu beeinträchtigen. In diesen Fällen wird die Diffusion nicht gestört, anders ist es bei Drimys Winteri. Auf dem Querschnitt sieht man in den Schwammgewebezellen, welche parallel zur Blattfläche verlaufen, bei diesem Blatt gewöhnlich in der dritten Zellschicht von der Blattunterseite die Längs- oder Querwände verdickt (Taf. III, Fig 2). Im Flächenschnitt (Taf. III, Fig. 3) beobachtet man, dass die Zellen räumlich zusammenhängen, und dass ihre Wände theilweise verdickt sind, und zwar fallen diese Verdickungen bald auf die Wände nach den Zwischenzellräumen, bald auf die Verbindungswand zwischen zwei Nachbarzellen. Ob dadurch dem Strom der organischen Producte eine bestimmte Bahn vorgezeichnet wird, lasse ich dahingestellt, immerhin scheint diese Bildung die Strömung der organischen Substanzen auf kürzestem Wege nicht zu begünstigen.

Die verdickten Stellen der Wand sind in der Abbildung auf Taf. III, Fig. 3 schraffirt.

Im Zusammenhang mit dem Pfahlzellen- und Schwammgewebe stehen gewöhnlich:

C) Die parenchymatischen Scheiden.

Sie dienen nach Haberlandt's Ansicht zur Ableitung der Nährstoffe nach dem Blattstiel und den Internodien des Stammes und

stehen deshalb mit dem reichlich mit Blattgrün ausgestatteten Gewebe direct oder indirect in Verbindung. Den Zusammenhang der blattgrünhaltigen Gewebe untereinander haben wir in dem Kapitel über das Pfahlzellengewebe kennen gelernt.

Die Scheiden umgeben meistens die Leitbündel und bestehen in der Regel aus einer Reihe von Zellen, die $1\frac{1}{2}$ bis 2 Mal länger als breit sind (vergl. die Zeichnung 4 auf Taf. III).

Ein mehrschichtiges scheidenartiges Gebilde beobachtete Areschoug an den grössern Leitbündeln von Eryngium paniculatum; dasselbe ist farblos, an den kleineren Strängen geht es in eine einschichtige Strangscheide über.

Oft besitzen die Zellen der Scheiden Fortsätze oder Arme, durch welche sie mit den Armen der Schwammgewebezellen in Verbindung stehen. Sie führen gewöhnlich sparsames Blattgrün, ihre Wände sind meistens zart.

Nach Haberlandt sollen diese Scheiden die Verbindung zwischen zwei Leitbündeln vermitteln und an den Stellen, wo die Holzstumpfzellen fehlen, als selbständige Gebilde auftreten, also das Leitbündel ersetzen. Dergleichen farblose Scheiden hat Haberlandt, wenn auch selten, bei Ficus elastica gefunden. Eine farblose Zellreihe habe auch ich bei Ficus elastica im Flächenschnitt beobachtet, doch bildete sie niemals das Verbindungsglied zwischen zwei Leitbündeln.

Höchst wahrscheinlich liegt bei dieser Untersuchung Haberlands eine Täuschung in der Beobachtung vor. Diese farblosen Zellen können sehr gut zartwandige Holzstumpfzellen des Leitbündels sein, welches darüber oder darunter abgeschnitten ist.

Gegen das Vorkommen solcher farblosen Scheiden als Fortsetzung der Leitbündel sprechen zwei Gründe:

1. Auf Querschnitten von Ficus elastica beobachtet man nie zwischen den Leitbündeln eine oder mehrere farblose Zellen als Durchschnitt einer solchen Scheide, was man doch sicher finden müsste, wenn solche Scheiden öfters vorkämen.

2. Auch bei anderen Ficusarten, die ich daraufhin geprüft habe, treten dergleichen Scheiden nicht auf. In keinem der von mir untersuchten Blätter habe ich das Vorkommen farbloser Scheiden als

selbständige Ableitungsorgane feststellen können. Auch bei Areschoug findet sich in der Beschreibung der Blätter zahlreicher Arten keine einzige sichere Angabe über dergleichen Gebilde.

Nur einen Fall hebt er hervor, der aber zweifelhaft ist. Bei Platycerium alcicorne setzen sich die kleinsten Leitbündel nur aus Siebzellen zusammen. Im tangentialen Schnitt zeigen sich dünnwandige Zellen, welche wahrscheinlich zu den Strangscheiden gehören und den Eindruck machen, als wenn sie sich in das Blattgewebe fortsetzen, nachdem die Elemente der Leitbündel aufgehört haben.

Diese Deutung erscheint aber dem Autor selbst unsicher, da er erwähnt, dass die Umgebung abgeschnitten sein könnte. Wo das Leitbündel auch in der kleinsten Verzweigung aufhört, wird es von grünen Scheidenzellen völlig umschlossen (Taf. III, Fig. 4).

Manche Blätter besitzen ausnahmsweise Scheiden mit reichem Blattgrüngehalt. So finden wir bei Camellia japonica, Syringa vulgaris und Coffea arabica tief dunkelgrün gefärbte Scheiden.

Bei anderen Pflanzen sind die Scheiden völlig farblos, so bei Ficus infectoria, Ficus australis, Asarum europaeum, Petasites offic., albus, niveus und tomentosus, Armeria vulgaris.

Nach Areschoug's Angabe ist die Strangscheide von Silene inflata fast ungefärbt und bildet im Querschnitt eine Rosette.

Bei Agapanthus umbellatus wird das Leitbündel von farblosen Zellen umgeben, die Areschoug zum inneren Rindengewebe rechnet.

Bei den Monocotylen kommen farblose parenchymatische Scheiden häufig vor, vorzüglich bei den Liliaceen, so bei Gagea lutea und pratensis, Ornithogalum nutans und umbellatum und einigen Arten der Gattung Allium.

Areschoug führt in seiner Anatomie der Blätter mehrere Pflanzen an, bei denen die Strangscheiden fehlen, so bei Tilia ulmifolia an den kleinsten Verzweigungen der Leitbündel. Bei Nymphaea alba kommen sie an den primären und secundären Leitbündeln nicht vor, wohl aber an den Bündeln niedriger Ordnung, ja selbst bei den kleinsten Verzweigungen.

Batrachium confusum besitzt keine Scheiden um die Leitbündel, ebenso Sedum album; bei Luzula multiflora ist ihr Vorkommen

zweifelhaft, ebenso bei Salsola Kali und Anthericum Liliago L. Bei Hottonia palustris sind sie weder im schmalen Blattzipfel noch im breiten Theil ausgebildet.

Bei Hydrocleis Humboldtii finden sie sich nur um die secundären Bündel. Bei Uncinia rubra Boott. und Arundo Donax L. an den grösseren Leitbündeln kommen bastähnliche Scheidenzellen mit verdickten Wänden vor. Bei Triglochin maritimum L., sowie bekanntlich bei den Farnen sind die Innenwände der Scheidezellen stark verdickt, oft verholzt. Solche Scheiden eignen sich aber nicht zur Saftleitung, dienen vielmehr als Schutz des Leitbündels. Bei den Farnen grenzt nach Innen an diese Schutzscheide eine stärkehaltige parenchymatische Scheide mit dünnwandigen Zellen, welche die Leitung der organischen Producte übernimmt.

Die Fälle, in denen die parenchymatischen Scheiden vollständig fehlen, lassen sich schwer in Einklang bringen mit der Behauptung Haberlandt's, die Scheiden seien die Hauptbahnen für die Ableitung der erzeugten Substanzen. Bei solchen Blättern müsste man mit Areschoug einen Austausch der Stoffe zwischen den Pfahl- und Schwammgewebezellen und den kleineren Leitbündeln annehmen.

Nachdem wir nun die Blattgrün führenden Gewebe kennen gelernt, wenden wir uns zu der dritten Gewebeform.

---

3. Leitbündel.

Ich schliesse mich bei der Darstellung dieses Gegenstandes den Bezeichnungen Caspary's an, wie er sie in seiner Abhandlung „Ueber die Gefässbündel der Pflanzen“ anwendet; spreche also von Gefässen nur, wenn Reihen übereinander liegender Zellen durch offene Poren in Verbindung stehen, von gefässartigen Leitzellen, die nach ihrer Verdickung benannt werden, wenn die Zellen geschlossen sind, also nicht durch offene Poren communiciren.

Die Leitbündel liegen gewöhnlich in der Mitte des Blattgewebes und endigen im Schwammgewebe in der Nähe der Pfahlzellen. Die grösseren durchziehen das ganze blattgrünhaltige Gewebe.

Bei manchen Blättern füllen sämmtliche Leitbündel mit ihren

Scheiden und Bastbelegen den Raum zwischen der oberen und unteren Oberhaut aus, so in den Blättern von:

Brosimum alicastrum, Chloranthus officinalis, Swietenia Mahagoni und Ficus australis.

Bei Batrachium confusum liegen nach Angabe Areschoug's die Leitbündel wegen des mächtigen Pfahlzellengewebes nahe der Unterseite, bei Salsola Kali dicht an der Innenseite an den grünen Blattstreifen; bei Rochea falcata in einer Reihe parallel der breiten Seite des Blattes. Von diesem gehen Zweige aus, die sich im Pfahlzellengewebe verbreiten und sich dort weiter verästeln.

Bei den cylindrischen Blättern, wie bei Allium cepa und All. Schoenoprasum hat der Weichtheil, der die Siebzellen enthält, eine periphere Lage, bei den anderen flach ausgebreiteten Blättern liegt der Holztheil, welcher die Gefässe oder die gefässartigen Leitzellen und die Holzstumpfzellen umfasst, auf der Oberseite, der Weichtheil auf der Unterseite.

Bei Brachyglottis repanda sind die einzelnen Leitbündel, die sich vereinigen, von ihren Bastbelegen umgeben, jedes Bündel wird von dem andern durch Bastgruppen getrennt.

Bei Tilia ulmifolia Scop. ist der Holztheil, wie Areschoug angiebt, oft in zwei Gruppen getheilt, die sich nicht berühren; beide werden von einem gemeinsamen Weichtheil umgeben. Auch in der Anordnung des Weichtheils hat Areschoug manche Eigenthümlichkeiten gefunden.

So umgiebt der Weichtheil bei Saxifraga sarmentosa den Holztheil von allen Seiten und wird nach den Scheiden zu dickwandig; dasselbe Verhalten fand er bei Litorella lacustris, bei Eryngium paniculatum im unteren scheidenähnlichen Theil. Bei Arundo Donax bestehen die tertiären Leitbündel aus einigen kleinen punktirten Gefässsträngen und sonst nur aus Siebzellen, die kleineren enthalten nur Siebzellen.

Keine Leitbündelverzweigung fand Areschoug bei Hottonia palustris und Litorella lacustris. Ceratophyllum demersum hat nur ein Leitbündel, welches je einen Zweig nach den Zipfeln sendet.

Bei Eryngium paniculatum sind die Verzweigungen horizontal, kommen aber selten in dem scheidenähnlichen Theil vor. Wenig Querzweige finden sich bei Luzula multiflora, eine sparsame Ver-

zweigung kommt bei Cyrtonium falcatum, keine bei Lycopodium annotinum vor.

Die letzten Verzweigungen der Leitbündel sind Schrauben-, Ring- oder Leiterleitzellen. Oft kommt nur eine Schraubenleitzelle vor, oft mehrere neben einander. Sie besitzen nach meinen Beobachtungen keinen Bast und keine Siebzellen, sondern werden unmittelbar von der grünen parenchymatischen Scheide umgeben, so bei Syringa vulgaris, Magnolia grandiflora, Adoxa moschatellina, Passiflora quadrangularis, Hedera helix, Buxus sempervirens (vergl. den Flächenschnitt von Hedera Fig. 4 auf Taf. III). Bei Diospyros Ebenum sind die letzten Ausläufer der Leitbündel poröse Leitzellen mit stark verdickten Wänden.

Nach Areschoug fehlen freie Gefässbündelendigungen bei Plantago maritima, Narcissus poëticus, Nymphaea alba, Sedum album, Crocus vernus, Cyrtonium falcatum, zweifelhaft ist ihr Vorkommen bei Salsola Kali, Potamogeton natans und Triglochin maritimum.

Im Gegensatz zu de Bary's Ansicht und meinen Untersuchungen beobachtete derselbe Autor das Auftreten von Siebzellen an Schraubenleitzellen und freie Endigungen von Siebzellen. So bestehen nach seiner Angabe die dicken Gefässendigungen von Nymphaea alba aus Siebzellen. Nach Caspary's Untersuchungen „Ueber Hydrilleen" fehlen hier den Zellen die sieb- oder gitterartigen Verdickungen, ihre Längswände sind einfach verdickt und führen stickstoffhaltige Bestandtheile, daher nannte sie Caspary Leitzellen.

Aus Siebzellen sollen nach Areschoug's Befund die letzten Verzweigungen von Eryngium paniculatum und Philodendron pertusum bestehen. Die äusserste Spitze von Eryngium zeigt 4 Siebzellen, die von einer parenchymatischen Scheide umgeben werden.

Bei den grösseren Leitbündeln fand ich Holzspitzzellen, d. h. dickwandige prosenchymatische Zellen mit schiefen Poren, so bei Viburnum chinense, Coffea arabica, Coccoloba uvifera, Diospyros Ebenum und anderen.

Dickwandige Gefässstränge finden wir bei Viscum album, Viburnum species und Eriobotrya japonica. Bei Viscum album bestehen die Leitbündel aus stark verdickten Strängen, nach der Unterseite folgt ein zartwandiges theilungsfähiges Gewebe, das Cambium, dann der dickwandige Weichtheil; ausserdem finden sich auf jeder

Seite des Bündels Bastzellen, mit stark verdickten Wänden. — Die Wände der Gefässe von Viburnum spec. sind auch verdickt, aber sehr porös.

Eriobotrya japonica zeigt im Querschnitt ausser dem jederseitigen Bastbeleg in der Mitte des Leitbündels eine ein- bis zweireihige Schicht von bastähnlichen Elementen. Im Flächenschnitt erweisen sich diese Zellen als dickwandige Gefässe oder gefässartige Leitzellen.

Bei Leitbündeln, welche jedes mechanischen Schutzes entbehren, finden wir häufig den Weichtheil collenchymatisch verdickt, d. h. die Zellen desselben sind längs den Kanten mit starker Verdickung, die nach dem Zellinnern vorspringt, versehen. Beispiele hierfür geben uns Tussilago Farfara und zahlreiche Monocotylen, wie Allium moly, Veratrum album, Allium cepa und A. Victorialis, Ornithogalum nutans.

Areschoug fand ebenfalls einen dickwandigen Siebtheil, wo der Bast wenig oder garnicht ausgebildet war, namentlich bei schwimmenden Blättern, wie bei Limnanthemum nymphaeoides; bei Nymphaea alba sind die fehlenden Bastzellen durch ein mächtiges Collenchym ersetzt.

Ebenso dickwandig sind die Siebzellen von Olea europaea, Rosmarinus officinalis, Narcissus poëticus, Sedum album auf der Unterseite, Litorella lacustris an den Scheiden, besonders auf der Aussenseite. Bei Anthericum Liliago und Salsola Kali haben die Zellen ein grosses Lumen, sind aber collenchymatisch, bei Salsola aber nur auf der Oberseite. Bei Saxifraga sarmentosa sind die Siebzellen an den Scheiden dickwandig, ausserdem kommen noch dickwandige Zellen in Gruppen vor, die Areschoug auch als Siebzellen auffasst.

Bei Aphelandra imperialis fand ich keinen peripherischen Bastbeleg, sondern die Bastzellen sind zwischen den Elementen des Leitbündels zerstreut (Taf. II, Fig. 6).

Die Bastzellen besitzen eine langgestreckte, prosenchymatische, Gestalt, ihre Wände sind in der Regel verdickt, meistens aber gleichmässig, so dass das Lumen oft sehr verengert ist. Ausgezeichnet sind sie durch die spaltenförmigen Poren, die gewöhnlich schief gestellt sind.

Stark poröse Bastzellen kommen bei Villaresia grandiflora und Shawia paniculata vor. Die Bastbelege kommen entweder auf jeder Seite des Leitbündels in Form einer Sichel vor oder werden durch Collenchym ersetzt.

Bei Ficus australis, Cydonia vulgaris, Sambucus nigra und racemosa, Weigelia rosea und Gingko biloba fehlt der Bast. An seiner Stelle tritt zum Schutz der Leitbündel ein collenchymatisches Gewebe auf, welches sich oft bis zur Epidermis erstreckt.

Auch Areschoug beobachtete bei mehreren Blättern den vollständigen Mangel an Bast, so bei Erythronium dens canis, ferner an den Seiten und Randnerven von Zostera marina. Bei Rosmarinus officinalis, Populus balsamifera, Helianthus tuberosus und an den grösseren Nerven von Trapa natans fehlt der Bast ebenfalls, ist aber durch ein Collenchym ersetzt. Die Leitbündel dritter Ordnung bei Ilex aquifolium führen keinen Bast, sondern grenzen direkt an das Schwammgewebe. Bei den Leitbündeln von Batrachium confusum, Agapanthus umbellatus und bei Trapa auf der Unterseite der kleineren Nerven ist weder ein Bastbeleg, noch ein schützendes Collenchym vorhanden.

Ist der Bast in Form eines Ringes um das Leitbündel ausgebildet, so giebt es einige Durchgangsstellen. Beispiele dafür liefern uns die Blätter von Cypripedium insigne, Diospyros Ebenum auf der Unterseite des Leitbündels. Auch die vereinigten Leitbündel von Brachyglottis repanda zeigen in ihren Bastbelegen Durchbrechungen.

Die Entwickelung des Bastes ist oft auf der Ober- und Unterseite verschieden. Bedeutend stärker auf der Oberseite des Leitbündels ist der Bast ausgebildet bei: Metrosiderus tomentosa, Caesalpinia brasiliensis, Diospyros Ebenum, Olea fragrans und bei Olea infectoria.

An den Leitbündeln von Erythroxylon Coca, Passiflora quadrangularis, den Arten von Petasites, Olea emarginata ist der Bast nur schwach entwickelt. Bei Olea emarginata ziehen sich aber vereinzelte Baststränge, die Sklerenchymfasern de Bary's, durch das Blattgewebe. Starke zu beiden Seiten des Leitbündels gleich ausgebildete Bastbelege kommen bei Myrta pimenta und Swietenia Mahagoni vor.

Das Auftreten vereinzelter Baststränge ist schon von Thomas (Pringsheim, Jahrb. Bd. IV S. 32—33) im Blatt von Olea euro-



paea und fragrans beobachtet, ebenso von Kraus (Cycadeenfieder, Pringsheim, Jahrb. Bd. IV S. 327) bei Camellia japonica, von Areschoug bei Philodendron pertusum, Zostera marina, bei Adiantum macrophyllum in der Oberhaut. Dergleichen Zellen fand ich bei Achras sapota, Croton pictum und appendiculatum, Olea emarginata und Olea aquifolium. Bei der letzteren Art verzweigen sich die Bastzellen nach der Unterseite oder laufen spitz wie ein Pfahl aus. Der Bastbeleg von Phyllanthus speciosus ist nach der Peripherie in einzelnen Gruppen gerückt, das Leitbündel selbst besitzt keinen mechanischen Schutz.

Bei Buxus sempervirens bestehen die Leitbündel an den Blatträndern fast nur aus Bastzellen, nur nach der Innenseite des Blattes werden die Gefässelemente dünnwandig. Diese Thatsache ist bei Buxus und Ilex aquifolium schon von Areschoug festgestellt.

Wir kommen nun zum letzten Kapitel.

---

4. Vertheilung der Lufträume.

Die Lufträume haben den Zweck, den Luftverkehr des Blattes mit der Atmosphäre zu erleichtern. Ihr Vorkommen und ihre Lage bedingt aber zugleich die Anordnung der Blattgrün führenden Zellen im Gewebe und eine bestimmte Strömungsrichtung der Nährstoffe. Sie sind daher für den Bau der Blattgrün führenden Organe von Bedeutung. Die Vertheilung derselben ist nach dem Bedarf der Pflanze an Luft und nach dem Bau des blattgrünhaltigen Gewebes sehr verschieden.

Die spindelförmigen Lufträume zwischen den Pfahlzellen, wie sie Haberlandt bei Ficus elastica und anderen Blättern angiebt, kommen zwar zuweilen bei den Dicotylen vor, wie z. B. bei Eustrephus latifolius R. Br. und Asarum europaeum, bilden aber keinen so durchgehenden Charakterzug des Pfahlzellengewebes wie bei den Monocotylen.

Bei den Dicotylen tritt gewöhnlich eine grössere Lockerung des Pfahlzellengewebes nach der Unterseite des Blattes ein. An der



oberen Epidermis reihen sich die Pfahlzellen meistens ohne oder nur mit kleinen Zwischenzellräumen an einander, nach dem Blattinnern weichen sie tangential immer weiter auseinander. Eine vollständige Isolirung der Pfahlzellen in radialer Richtung findet selten statt. Als treffliches Beispiel für die Lockerung des Gewebes dient uns das Blatt von Symphytum officinale (s. den Querschnitt auf Taf. III, Fig. 5 und den Flächenschnitt durch das Pfahlzellengewebe auf Taf. III, Fig. 6), ebenso das Blatt von Cydonia vulgaris L. (s. den Querschnitt auf Taf. II, Fig. 9). Der Flächenschnitt von Symphytum officinale zeigt uns den lockeren Verband der Pfahlzellen.

Luftreiche Blätter finden wir bei Armeria vulgaris, Gagea lutea und pratensis und bei den Pflanzen, deren Blätter schwimmen oder fluthen. Luftarm ist das Gewebe von Phrynium cylindricum, Cypripedium insigne, Metrosideros tomentosa, Guajacum officinale, Salix fragilis femina. Auffällig luftarme Blätter finden wir bei Veronica salicifolia, Ver. macrocarpa und Ver. speciosa.

Ueber das Vorkommen von Sekreten, Krystall-Einlagerungen, Milchsaft, Drüsen und Cystolithen im Blattgewebe hat de Bary in seiner vergleichenden Anatomie das Wichtigste zusammengefasst. Ich habe in Bezug hierauf nichts wesentlich Neues hinzuzufügen.

Aus der vorliegenden Arbeit geht also hervor, dass das Prinzip der Einschaltung von Falten und die Neubildung von Zellwänden zur Vergrösserung der Oberfläche in den blattgrünhaltigen Zellen in vollem Maassstabe zur Anwendung kommt. Das Prinzip der Ableitung der erzeugten organischen Produkte auf kürzestem Wege hat auch seine Berechtigung, doch werden nicht alle anatomischen Verhältnisse der Blätter, wie bei Ornithogalum nutans, Drimys Winteri und des Stengels von Armeria vulgaris dadurch hinreichend und befriedigend erklärt.

Figuren-Erklärung.

Tafel II.

Fig. 1. Spaltöffnung im Querschnitt von Brachyglottis repanda. Vergr. 235.

Fig. 2. Querschnitt durch die Blattoberseite von Viburnum opulus var. roseum. Vergr. 550.

Fig. 3. Flächenschnitt durch die Pfahlzellen desselben Blattes. Vergr. 340.

Fig. 4. Querschnitt durch die Blattoberseite von Adoxa moschatellina. Vergr. 235.

Fig. 5. Querschnitt durch das Blatt von Theobroma Cacao. Vergr. 340.

Fig. 6. Querschnitt durch das Blatt von Aphelandra imperialis. Vergr. 340.

Fig. 7. Radialer Längsschnitt von Ornithogalum umbellatum. Vergr. 235.

Fig. 8. Radialer Längsschnitt vom Stengel der Armeria vulgaris. Vergr. 235.

Fig. 9. Querschnitt von Cydonia vulgaris. Vergr. 340.

Tafel III.

Fig. 1. Querschnitt durch das Schwammgewebe von Viburnum spec. Vergr. 340.

Fig. 2. Querschnitt durch das Schwammgewebe von Drimys Winteri. Vergr. 340.

Fig. 3. Flächenschnitt durch das Schwammgewebe von Drimys Winteri. Vergr. 340.

Fig. 4. Flächenschnitt von Hedera helix. Vergr. 305.

Fig. 5. Querschnitt durch die oberen Zellreihen von Symphytum officinale. Vergr. 340.

Fig. 6. Flächenschnitt durch die Pfahlzellen von demselben Blatt. Vergr. 340.

Fig. 7. Flächenschnitt der blattgrünhaltigen Zellen dicht unter der Epidermis von Allium victorialis. Vergr. 235.

Spectralanalyse der Blüthenfarben[1]).

Von

N. J. C. Müller (Münden).

Hierzu Tafel IV bis VI.

I. Gegebenes.

Roth, gelb, grün, blau [weiss, schwarz] sind die wenigen rein adjectivischen Bezeichnungen für die Fülle von Farben, die uns in den Blüthen entgegentreten. Orange, indigo, violet für die Benennung der übrigen Theile im Sonnenspectrum und alle übrigen Bezeichnungen sind den Körpern entlehnt, von welchen aus wir Farben empfinden. Chlorophyll, Anthocyan, Erythrophyll, Anthoxanthin [Blattgrün, Blumen-Blau, -Roth, -Gelb] sind die Benennungen der Blüthen und Blattfarben in der botanischen Nomenclatur. Die Vertheilung ist gegeben: die blauen und rothen Pigmente meist gelöst im Zellsaft, die gelben (ziegelrothen) und das Blattgrün an den Plasmakörper gebunden (dort jedenfalls in fettem Oel gelöst). Die Synthese und sonstige chemische Entwickelung aller dieser Farben ist unbekannt. Die Mengen festen Pigmentes in den lebenden Blüthen sind minimale. In physiologischer Hinsicht bilden die Untersuchungen von Sachs die einzige Basis: Die Blüthenfarben entstehen in der lebenden Pflanze auch im Dunkeln, unabhängig vom Licht, aber abhängig von der Function der Laubblätter. Aus

---

1) Im Vergleich zu den Blüthenpigmenten wurden noch die Anilinfarben und die übrigen Pflanzenpigmente herangezogen, sowie die fluorescirenden Auszüge aus Guajac, Quassia und Aesculus.

diesen Daten entspringt die Vorstellung, dass in der Natur überhaupt nur eine geringe Anzahl von Pigmenten (als chemische Individuen) vorliegen. Die nachfolgende Analyse unterstützt diese Vorstellung nicht.

II. Methode der Untersuchung.

Das Absorptionsspectrum und das Fluorescenzspectrum sind zunächst in's Auge zu fassen. Für das erstere sind die Methoden gegeben bis auf Einzelheiten, welche von der jeweiligen Natur des Pigmentes oder des farbigen Pflanzentheils abhängen. In den nachfolgenden Untersuchungen wurde ein Microspectroscop mit Messapparat (Seybert) angewandt. Die Blüthenblätter wurden direct untersucht. Die Beleuchtung des Apparates geschah durch Einstellung des Mikroskopspiegels auf eine hell erleuchtete Wolke. (Beste Beobachtungszeit sind die Nachmittagsstunden im Mai, Juni und Juli.) Pigmente, welche reichlich vorhanden waren, können in Wasser löslich, an Gelatine oder wenn in Aether löslich an Collodium gebunden, in festen Plättchen aufbewahrt werden. Im Allgemeinen ist die optische Wirkung solcher Lösungen mit den lebenden Blättern identisch. Sehr breite Absorptionsbänder und wenig scharfe Absorptionslinien sind in den nachfolgenden graphischen Darstellungen senkrecht, Schwächungen dagegen schräg schraffirt. Die vorgelegten Absorptionsspectren führen zu dem Ergebniss, dass die Anzahl der Pigmente grösser ist wie man annahm.

Die Erscheinungen der Fluorescenz haben die Physiker so erklärt: Der fluorescirende Körper absorbirt bestimmte Lichtstrahlen und er setzt hierbei die lebendige Kraft der Schwingungen solcher Strahlen in der Weise um, dass sie in der lebendigen Kraft seines Eigenlichtes wieder zum Vorschein kommt. Die Intensität und die Tonhöhe dieses Eigenlichtes (Fluorescenzlichtes) wird als eine specifische Eigenschaft des Körpers angesehen. Als gesetzmässige Beziehung war durch Stokes, den englischen Physiker, welcher die hier einschlägigen Phänomene zuerst genauer untersuchte, festgestellt, dass im Allgemeinen Strahlen grösserer Brechbarkeit ausgelöscht werden und dass ihre lebendige Kraft in Strahlen niederer Brechbarkeit im Fluorescenzlicht zum Vorschein kommt, oder mit anderen Worten:

Ein jeder fluorescirende Körper verwandelt bestimmte Strahlen höherer in bestimmte Strahlen niederer Brechbarkeit. Das beste Studienobject ist das Chlorophyll. Der Streifen I ($\overline{BC}$), welcher auch in verdünntester Lösung zuerst kenntlich wird, ist, wie bekannt, der Grundton des Fluorescenzlichtes. Soweit subjective Beobachtungen zuverlässig sind für Vergleiche, hat sich aus allen Beobachtungen das Ergebniss bestätigt, dass das Fluorescenzspectrum des Chlorophylls soviel Maxima der Lichtstärke hat, wie Absorptionsstreifen im Absorptionsspectrum dieses Pigmentes liegen. Genauere Prüfung der hier einschlägigen Phänomene hat mich zu der Ueberzeugung geführt, dass die von Lommel zuerst später und kürzlich von Reinke aufgestellte Behauptung, das Pigment müsse in der lebenden Pflanze fest sein, nicht haltbar ist. Es liegt hier ein ähnlicher Beobachtungsfehler vor, wie in der von mir seiner Zeit widerlegten Angabe der Physiker, dass das Pigment in Alkohol oder Aetherlösung sich wesentlich von dem Zustande im Pflanzenblatt hinsichtlich seines Absorptionsspectrums unterscheide.

Die von Lommel zuerst betonte Angabe, dass alle Pigmente im festen Zustande, wenn schon vorher gelöst und mit dem Lösungsmittel in Gelatineplatten oder Collodiumhäuten erstarrt, eine verschwindend geringe Fluorescenz zeigen, gegenüber dem flüssigen Zustande (des Lösungsmittels), finde ich bei allen Pigmenten bestätigt. Mit diesem Umstand aber hat schwächere Fluorescenz des lebenden Pflanzenblattes gar nichts zu thun. Sie ist hier entschieden stärker wie im trockenen Pigment, und in Anbetracht der verschwindenden Menge des wirksamen Pigmentes und des Verlustes an Intensität durch die Zerstreuung an zahlreichen Zellwänden und lufterfüllten Intercellularen im Blatte, gegenüber der Alkohol- und Aetherlösung stark genug, um nach der subjectiven Beobachtung zu dem Schlusse zu kommen: Das Pigment ist in dem Chlorophyllkorn (körper) gelöst in fettem Oel.

Eine Verständigung wird leicht zu erzielen sein, wenn man beachtet, dass der Plasmakörper, in welchem das Chlorophyll-Oel suspendirt ist, eine viel geringere Beweglichkeit seiner Theilchen besitzen muss, wie Aether und Alkohol. Aus dem optischen Verhalten der grünen Blätter zu schliessen, das Chlorophyll muss im festen Zustande vorhanden sein, ist denn doch eine bedenkliche Sache.

Ich schnitt aus einem grossen Blatte von Ficus elastica einen Streifen, zog ihn, nachdem sein Flächeninhalt gemessen, vollständig mit Alkohol Aether aus, verdampfte einen Theil des Lösungsmittels, nahm die concentrirte Lösung in Collodium auf und goss dieses Chlorophyllcollodium vorsichtig auf eine Glasplatte von der Grösse des Blattabschnittes, aus welchem das Chlorophyll herstammte, liess bis zur Gallerttextur erstârren (nicht bis zur hornigen Haut), und betrachtete das derivirte Spectrum. Dasselbe stimmt fast genau in der Intensität, soweit die subjective Beobachtung eine solche Schätzung zulässt, mit dem lebenden Blatte überein. Ich liess die Gallert vollständig trocknen zur starren Haut. Die Wirkung ist jetzt Null. Hieraus der Nachweis, dass die Angabe Reinke's nicht in Uebereinstimmung mit dem Thatbestand zu bringen ist. Die in Wasser löslichen Pigmente bindet man, wie Lommel zuerst vorgeschlagen, an Gelatine, die in Alkohol und Aether löslichen an Collodium. Beide Massen müssen in dünnem, flüssigem Zustande auf Glasplatten gegossen werden, dort zur Gallert erstarren. Die Gallertschicht verhält sich nahezu wie ein flüssiges Lösungsmittel. Auf sie wird ein objectives Spectrum der Sonne im Dunkelraum entworfen und dieses wird mit einem horizontalstehenden Prisma oder mit einem Spectroscop à vision directe abgemustert. Wirken die Pigmente stark, so genügt ein 4–5 mm breiter, 10–15 cm langer Glasstreifen, den man in die Lösung taucht und dann an einem Stativ aufstellt, um einen schmalen Spectralstreifen auf ihm zu erzeugen. Durch diese Aufstellung wird alles störende Licht abgehalten, das Auge empfängt nur die Strahlen, welche von der Pigmentsicht ausgehen. Durch geeignete Schirme sollen alle diffusen Lichter, welche von den Apparaten herrühren, vom Auge abgehalten werden. Der Beobachter soll längere Zeit ruhig in einem dunkeln Zimmer verharren, um seine Augen möglichst lichtempfindlich zu machen und soll beim Uebertritt in's Beobachtungszimmer jedem Lichtreiz aus dem Wege gehen. Die Resultate der Beobachtung habe ich in den beifolgenden Täfelchen vergleichweise übersichtlich zu machen gesucht. Zwei Apparate kommen hierbei zur Anwendung; ein von Seybert gelieferter Microspectral-Apparat schien der geeignetste, da die Pflanzenpigmente oft nur in minimalen Mengen in Gelatine oder Collodium vertheilt, beziehentlich gelöst genommen werden konnten,

um das Absorptionsspectrum festzuhalten. Für die Beobachtung der Fluorescenz wurde ein 10 cm langer Spalt mit einer Cylinderlinse von 40 cm Brennweite, ein oder zwei Schwefelkohlenstoffprismen und eine Sammellinse von 15 cm Brennweite angewendet. Das horizontalstehende Prisma war ein Schwefelkohlenstoffprisma, oder es kam ein Polariscop à vision directe zur Anwendung. Die Frauenhofer'schen Linien wurden an einem weissen Schirm, welcher mit Scharnier verschoben werden kann, eingestellt, sodann wurde die Pigmentschicht an demselben Orte eingeschaltet. B, C, D, F, G, konnten mit Sicherheit abgelesen werden. In den Figuren bedeutet der obere Streifen das Absorptionsspectrum, der horizontale Streifen die Ausdehnung des Fluorescenzspectrums, der schiefe Streifen das durch das horizontale Prisma abgelenkte Spectrum. Die Schnittpunkte beider Linien geben die Brechbarkeit des Fluorenzlichtes an. Die dritte Linie giebt an, welche Strahlengattungen im Fluorescenzspectrum vorhanden sind. Machen wir diese durch ein Schema klar, indem wir an die von Lommel publicirte Theorie anknüpfen. Es möge ein Körper gedacht sein, welcher jede Strahlengattung vom Roth bis in's violete Ende in allen Strahlengattungen wieder im Fluorenzlicht erzeugt. Ein solcher Körper würde nach der beschriebenen Aufstellung der Apparate einen Lichtfächer ergeben, welcher schief liegt. $\alpha\ \beta$ Fig. 60. Dies ist der reflectirte Theil des einfallenden und durch das horizontale Prisma abgelenkten Spectrums. Die erste Horizontale würde dem rothen Fluorescenzlicht niederste Brechbarkeit entsprechen u. s. f., die zweite dem Roth, Orange u. s. f. durch $B_{,,}$ $C_{,,}$ $D_{,,}$ $E_{,,}$ $b_{,,}$ $F_{,,}$ $G_{,,}$ (siehe Taf. IV und V). Der schiefe Streifen $\alpha\ \beta$ würde die Frauenhofer'schen Linien enthalten, das Dreieck $\alpha\ \beta\ \gamma$ würde der Frauenhofer'schen Linien entbehren. Die Horizontalschichten gleicher Brechbarkeit würden sich nur durch wechselnde Intensität unterscheiden, da diese von der Absorption des Körpers für bestimmte Strahlen abhängt. Endlich, wenn wir annehmen, dass die ultrarothen und ultravioleten Theile des Sonnenspectrums ebenfalls alle Schwingungen anzuregen vermögen, würde der Schnittpunkt α an das ultrarothe, der Schnittpunkt γ würde an's ultraviolete Ende reichen. Der Körper würde auch in diesen dunkeln Theilen des Spectrums in allen Spectralfarben des sichtbaren Spectrums leuchten. Die Linie $\delta\ \beta$ würde das äusserste sichtbare Violet enthalten, sowie

die Linie $\alpha\ \gamma$ das äusserst sichtbare Roth enthält. Das Rechteck $\alpha\ \gamma\ \beta\ \delta$ würde sich zusammengesetzt zeigen aus lauter Horizontalstreifen von Strahlen gleicher Brechbarkeit. Ein Horizontalstreifen $\alpha\ \gamma$ z. B. würde das Sonnenspectrum continuirlich zeigen[1]); der schiefe Streifen $\alpha\ \beta$, weil er das von der Grenzschicht reflectirte Spectrum enthält, würde Frauenhofer'sche Linien besitzen. In der Umgrenzung $\alpha\ \beta\ \gamma$ stellt die Figur die allgemeine Form der Beziehungen dar, welche Stokes als Gesetz aufgefasst wissen wollte. Machen wir das an einem gegebenen Pigment klar, so empfiehlt sich das Chlorophyll deswegen, weil es von allen organischen Farben im tiefsten Roth die grösste Absorption besitzt mit voller Extinction, so würde, wenn das Chlorophyll alle Schwingungen ausstrahlte, das derivirte Spectrum begrenzt sein durch B $\gamma\ \beta$. — Einen solchen Körper giebt es nicht. Jeder Farbentonhöhe kommt ein in bestimmter Umgrenzung liegendes Fluorescenzlicht zu (wenn der Körper fluorescirt)[2]). In der Umgrenzung $\alpha\ \gamma\ \beta\ \delta$ stellt die Figur die allgemeine Form der von Lommel zuerst dargelegten Theorie vor: „Ein jeder einfallende, elementarer Strahl, welcher absorbirt wird, vermag in dem fluorescirenden Körper alle Schwingungen des Spectrums zu erregen." Aus diesem Satze würde folgen, dass das Rechteck $\alpha\ \gamma\ \beta\ \delta$ aus continuirlichen Spectralstreifen zusammengesetzt sein müsste mit Ausnahme des Streifens $\alpha\ \beta$, welcher den an der Grenzschicht des Pigmentes reflectirten Theil enthält. Dieser würde die Frauenhofer'schen Linien enthalten.

III. Analyse.

Wie verhalten sich nun die Körper in Wirklichkeit? Zwei Kategorien sind zu unterscheiden: Körper in farblosen Lösungen mit Fluorescenz und Körper in farbigen Lösungen mit und ohne

1) Weil jede einzelne einfallende Strahlengattung alle übrigen hervorzurufen vermag.

2) So ist das Roth der Paeonia das beste Beispiel, uns die Uebereinstimmung mit dem Magdalaroth zu zeigen. Fluorescenzerreger sind alle von D bis an's violette Ende, und das Fluorescenzlicht umfasst die ganze Gruppe D bis F. Das Roth der Rose (Centifolia) muss ein anderes Pigment sein, es zeigt keine Fluorescenz.

Fluorescenz. Beiden kommt das von Lommel zuerst betonte Verhalten zu, dass die Fluorescenz im festen Zustande gleich Null oder schwach ist, dass die Cohäsion des flüssigen Lösungsmittels maassgebend ist: Aetherlösung des Chlorophylls fluorescirt stärker wie Alkohollösung desselben Pigmentes. In der nachfolgenden Zusammenstellung der Spectralanalysen sind die Körper von Roth nach Violet geordnet und mit Zahlen benannt, welche mit den Nummern der Spectralstreifen Taf. IV—VI correspondiren.

A. Roth.

Der Körper und sein Lösungsmittel	Absorption u. Farbe bei durchfallendem Licht	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
1. Magdalaroth Collodium	Schön, klar roth Absorpt.: Ein Band, welches kurz vor D beginnt, kurz nach F endet	trübe ziegelgelb (orange)	beginnt in D, erstreckt sich bis G, für das blosse Auge als ein einfarbiger Streifen. Brechbarkeit: D bis nach E	Alle Strahlen von D ab unter vollständiger Vernichtung (Umsetzung) des einfallenden Fächers bei genügender Concentration
2. Lacmusroth Schwefelsäure, Gelatine	Braunroth, nach mehreren Tagen himbeerroth. Absorpt.: Ein Band von D bis F, stärkere Schwächung von F bis an's violette Ende, das Band ist bezogen auf Lacmusblau, nach dem weniger brechbaren Ende vorgerückt.	roth	beginnt bei D und erstreckt sich bis nach F. Seine Brechbarkeit umfasst: Orange, Grün D bis b	D bis weit nach F, die violetten fast wirkungslos
3. Carminoxalsäure Alkohol	Roth Absorpt.: zwei Bänder: I D und nach D II zwischen E und b. Schwächung von D bis an's violette Ende	roth	0	0

Der Körper und sein Lösungsmittel	Absorption u. Farbe bei durchfallendem Licht	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
4. Alcannatinctur Alkohol	unbedeutendes Roth. Abs.: drei Bänder: I kurz nach D, II E bis b, III vor F, s. Fig.	roth	von D bis nahezu b deutlich, schwach bis F. Brechbarbeit: Orange, Gelb, Grün	D bis nahezu F
5. Fuchsia lebendes Blumenblatt	Roth. Absorpt.: 0 bis C und D bis violetes Ende	roth	0	0
6. Papaver Rhoeas lebendes Blumenblatt	wie vorher	roth	0	0
7. Cydonia japonica lebendes Blumenblatt	wie vorher	roth	0	0
8. Rosa hellroth lebendes Blumenblatt	Roth. Abs.: D—F. Schwächung F bis violettes Ende	roth	0	0
9. Rosa tiefroth lebendes Blumenblatt (in S. roth bis braunroth, in K. Gelb)	Roth. Abs.: zwischen C D bis F, sonst wie vorher	roth	0	0
10. Gladiolus lebendes Blumenblatt (mit S. Roth, mit K. Gelb)	Rothpurpur. Abs.: D bis violettes Ende	roth	0	0
11. Petunia lebendes Blumenblatt (mit S. Roth, mit K. Gelb)	Roth trüb purpur wie vorher	roth	0	0
12. Escheranthus u. Amaranthus rothes Laubblatt (m. S. Roth, m. K. Grün)	Schmutzig-Roth. Abs.: 0 bis in die Nähe von C und D bis violettes Ende	roth	0	0

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
13. Agrostemma Githago lebendes Blumenblatt	Lila (roth). Abs.: D—F, Schwächung von F bis violettes Ende	lila	0	0
14. Nelke Gartenform, hellroth	hellroth. Abs.: wie vorher	hellroth	0	0
15. Rubus idaeus Fruchtsaft	hellroth. Abs.: wie vorher	hellroth	0	0
15a. Kirschsaft	hellroth. Abs.: wie vorher	hellroth	0	0
16. Ribes nigrum Fruchtsaft	tiefroth. Abs.: wie in dicker Schicht von D bis violettes Ende	hellroth	0	0
17. Rothwein (Italiener) (mit S. roth, mit K. grüngelb	tiefroth. Abs.: wie in dicker Schicht von D bis violettes Ende	roth	0	0
18. Beta und Radieschen 18a. Pigment im Periderm und Grundgewebe	roth. Abs.: wie in dicker Schicht von D bis violettes Ende	roth	0	0
19. Ampelopsis Herbstroth des Laubblattes	roth. Abs.: D—C und D—F. Schwächung bis violettes Ende	roth	0	0
20. Paeonia peregrina	roth. Abs.: D—F	roth	D—F orange, gelb u. wenig grün	D bis violettes Ende

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
21. Geranium lebendes Blumenblatt	roth. Abs.: wie Gladiolus	roth	0	0
22. Epilobium angustifol. lebendes Blumenblatt	rothpurpur. Abs.: O bis B und von vor E bis nach E und Schwächung von nach F bis an das violette Ende	rothpurpur	?	?
23. Ananas-erdbeere roth	Absorpt.: O bis C und D bis F, sowie Schwächung von F bis an das violette Ende	roth	?	?
24. Diervillea floribunda tiefbraunroth lebendes Blumenblatt (mit K. schmutziggelb, mit S. purpur)	Abs.: O bis C und D bis F und Schwächung bis violetes Ende, in dicker Schicht D bis violettes Ende	braun	?	?
25. Calycanthus floridanus braunroth (mit S. purpur, mit K. nussbraun)	Abs.: B bis C und D bis F und Schwächung von F bis violettes Ende	braun	?	?

a) Ergebniss für Roth.

Ausser dem Absorptionsspectrum und dem derivirten Spectrum für das reine Pigment, wie es vorlag, wurde die Mehrzahl der Blüthenfarben mit Schwefelsäure und mit Kalilauge behandelt und für jede dieser Umsetzungen das Absorptionsspectrum verzeichnet und in den Täfelchen No. 1—25 festgehalten. Bei allen wirkt die Schwefelsäure so, dass der Ton gesteigert wird, das Roth wird freudiger, geht nach purpur- oder brennend- oder ziegelroth über; hierbei bleibt das Absorptionsspectrum nahezu dasselbe, oder es

treten geringe Verschiebungen in den Bändern des minderbrechbaren Theiles ein. Ganz anders liegt die Veränderung in der Kalilauge: das Pigment bleibt unverändert (kommt hier nicht vor). Das Pigment wird blau: Lacmus — es wird blaugrün, sodann gelb die Mehrzahl — es wird nussbraun Calycanthus — es wird grün Escheranthus und Amaranthus. (Bei den Laubblättern wirkt, wie selbstredend, noch Chlorophyll mit.)

Fluorescirende rothe Pigmente sind Alcanna und Paeonia. Will man die Bezeichnung Erytrophyll, die, wie selbstredend, in Bezug auf das Wesen des Pigmentes gar nichts aussagt, beibehalten, so ergeben sich die folgenden Modificationen beziehentlich der Farbe-Arten:

α) Erytrophyll. Scharfes Band von D bis F: Rosa, Petunia, Agrostemma, Nelke, Rubus idaeus, Ribes nigrum, Beta, Radieschen.

β) Erytrophyll. Extinction von D bis violetes Ende: Geranium (brennendrothe Arten), Gladiolus, Papaver Rhoeas, Fuchsia.

γ) Erytrophyll. Extinction O bis B und D bis F: Epilobium angustifolium.

δ) Erytrophyll. Extinction von O bis B und von D bis violettes Ende: Diervillea.

ε) Erytrophyll. Extinction von B bis C und von D bis F: Calycanthus.

Also mindestens fünf spectroscopische und durch die Kalireaction scharf umschriebene Pigmentarten.

Die Fruchtsäfte von Himbeer und Kirsche roth, mit Schwefelsäure ziegelroth, gehen bei Behandlung mit Kali durch spangrün nach blau und zuletzt in gelb über. Viele Pflanzen bilden in den Laubblättern neben dem Chlorophyll im frühen Entwickelungzustand aus der Knospe ein rothes Pigment, so Carpinus, Quercus, Spiraea-Arten u. a. m. Dieses geht mit Schwefelsäure in ziegelroth (Abs.: O bis C und D bis violetes Ende) und mit Kalilauge in spangrün (Abs.: B bis C und von zwischen C F bis violetes Ende) über. Das natürliche Pigment schliesst sich an das Roth der Amaranthuslaubblätter an (siehe oben im Text).

B. Orange bis Gelb.

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenz-spectrum	Fluorescenz-erreger
26. Chelidonium majus lebendes Blumenblatt (mit S. grün, mit K. gelb)	gelb. Abs.: O bis B und b bis violettes Ende	gelb	0	0
27. Chelidonium Milchsaft	gelb. Abs.: b bis violettes Ende	gelb	0	0
28. Hippocrepis Papilionaceen gelb lebendes Blumenblatt (mit K. gelb, mit S. grün)	gelb. Abs.: O bis C und b bis violettes Ende	gelb	0	0
29. Potentilla Dryadeen gelb (mit K. gelb, mit S. grün)	gelb. Abs.: B bis C und D bis violettes Ende	gelb	0	0
30. Zimmtrose gelb (in K. gelb, in S. gelb)	Abs.: von zwischen b und F bis violettes Ende	gelb	0	0
31. Crepis Hieracium Compositengelb (mit K. gelb, mit S gelb)	Abs.: von zwischen E und b bis violettes Ende	gelb	0	0
32. Ranunculaceengelb lebendes Blumenblatt (mit K. gelb, mit S gelbgrün)	Abs.: O bis C und b bis an das violette Ende	gelb	?	?

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
33. Cruciferengelb lebendes Blumenblatt (in K. gelb, in S. gelb)	Abs.: O bis C und von zwischen b und F bis an's violette Ende	gelb	?	?
34. Linum campanulaceum Lysimachia vulgaris lebendes Blumenblatt (in K. gelb, in S. gelb)	gelb. Abs.: von E bis violettes Ende	gelb	0	0
35. Hypericumgelb lebendes Blumenblatt (mit K. unverändert, mit S. roth)	Abs.: O bis C und von b bis an das violette Ende	gelb	?	?
36. Tropaeolum majus lebendes Blumenblatt	orange. Abs.: von zwischen D und E bis violettes Ende, ein Band stärkster Extinction bei und nach F	ziegelgelb	Roth nach B bis D und Spuren von Grün für die Brechbarkeit des Fluorescenzlichtes. Das Fluorescenzspectrum von F bis violettes Ende mit grosser, von F bis rothes Ende B mit kleiner Intensität	B bis violetes Ende
37. Lilium tigrinum (mit S. gelborange, mit K. braun)	orange. Absorpt.: zwischen E und b bis violettes Ende	orange	?	?

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
38. Zinnia Compositenorange (mit S. roth, mit K gelb)	orange. Abs.: B bis C und E bis violettes Ende	orange	?	?
39. Cantharellus Pilzgelb (in S. und in K. unverändert)	Abs.: von b bis an das violette Ende	gelb	?	?
40. Populus nigra herbstgelbes Laubblatt	Abs.: O bis C und von vor E bis violettes Ende	gelb	0	0
41. Etiolin Gerste	B C, Schwächung von E bis F, Abs.: von vor G bis violettes Ende	gelb	0	0
42. Curcuma-auszug in Wasser (Gelatine)	ein Band von B bis an das violette Ende	schmutzig-grüngelb	beginnt nahe bei C, erstreckt sich bis an das violette Ende, besitzt die Brechbarkeit von kurz nach C bis in's Grün bei b	Alle von kurz bei C bis an's violette Ende

b) Ergebniss für Gelb und Orange.

Die Mehrzahl reagirt auf Kali nicht, d. h. das Pigment bleibt unverändert, dagegen auf Schwefelsäure. Will man, wie vorher, Xanthophyll beibehalten, so ergeben sich diese Pigment-Arten:

α) Xanthophyll. Das Pigment reagirt weder auf Schwefelsäure noch Kalilauge. Extinction von zwischen E und b bis violettes Ende. Compositengelb: Crepis und Hieracium (und Cantharellus Pilzgelb).

β) Xanthophyll. Das Pigment reagirt weder auf Schwefelsäure noch Kalilauge. Die Extinction von E bis an's violette Ende. Linum campanulacum.

γ) Xanthophyll: für Schwefelsäure und Kalilauge wie vorher. Die Extinction von zwischen b und F bis an's violette Ende: Cruciferengelb.

δ) Xanthophyll für Schwefelsäure unverändert, mit Kali grün. Die Extinction o bis C und b bis violetes Ende: Ranunculaceengelb.

ε) Xanthophyll mit Schwefelsäure roth. Die Extinction von o bis C und b bis violettes Ende: Hypericumgelb.

ζ) Xanthophyll mit Schwefelsäure gelb, mit Kali braun. Die Extinction von zwischen E und b bis violettes Ende: Lilium tigrinum.

η) Xanthophyll mit Schwefelsäure roth, mit Kali gelb. (Chlorophyll gegenwärtig im Petalum.) Die Extinction in B bis C und von D bis violettes Ende: Zinnia.

φ) Xanthophyll fluorescirt und besitzt einen Streif bei F. Die Extinction von B bis C und von nach D bis violettes Ende: Tropaeolum.

Curcuma und Herbstgelb haben mit den vorstehenden keine Verwandtschaft (Fig. 40. 42).

Etiolin unterscheidet sich durch den scharfen Streifen in B bis C und die Extinction von E ab. Das gelbe Pigment der Citronenschale bleibt in Schwefelsäure unverändert und geht in Kalilauge in orange über. Das Absorptionsspectrum des unveränderten Pigments ist o bis C und b bis violettes Ende, das Kalispectrum (orange) ist o bis C, b bis violettes Ende und Schwächung der Gruppe D bis b.

C. Grün.

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption.	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
43. Blattgrün im lebenden Blatt und in der Alkohol- oder Aetherlösung	7 vielbesprochene Streifen. Grundton mit voller Extinction in B bis C, zuletzt in dicker Schicht Extinction von B bis violettes Ende	roth	von B bis violetes Ende mit ebensoviel Maximis der Helligkeit wie Absorptionsstreifen vorhanden sind. Brechbarkeit B bis C	alle von B bis zum violetten Ende
44. Anilingrün in Alkohol und Collodium	Meergrün. Abs.: Dunkeles Band zwischen C und D, geringe Schwächung aller anderen Strahlen	grün	0	0

D. Blau bis Violet und Blaupurpur.

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
45. Anilinviolett Alkohol	tiefviolet, ein breites Band von dicht bei und vor C bis dicht und nach F, geringe Schwächung aller übrigen	violett	schwach von C bis nach und bei D. Brechbarkeit des Fluorescenzlichtes nahezu C	die Gruppe von nach bei C bis nach bei D
46. Gentianaviolett Collodium	violet: Ein Band von C bis kurz nach F, dunkler von C bis E	violett	C bis D schwach, Brechbarkeit nahe bei C	C bis nahe D

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenz-spectrum	Fluorescenz-erreger
47. Lacmusblau Wasser, Gelatine (mit S. roth, wie bekannt)	Abs.: Ein Band beginnt zwischen B und C und endet genau bei F	blau	beginnt bei zwischen B und C, erstreckt sich stark bis F und G, von da ab Null. Brechbarkeit Roth bei C bis Gelb bei D	C bis nach F, vollständig wirkungslos sind die violetten nach G
48. Geranium pratense, Campanula patula und Lobelia (mit S. roth, mit K gelb)	1 Band vor, ein Band nach D, Schwächung von C bis F	blau	?	?
49. Gentiana acaulis tiefblau	Abs.: von O bis zur Hälfte zwischen F und G	blau	?	?
50. Viola altaica hellblau	Band von D bis F	blau	?	?
51. Viola tricolor Gartenform Viola tricolor tiefsammtschwarz (mit S. purpurroth, mit K. gelb)	Band von D bis F Band von D bis weit nach F (s. Figur)	tiefviolett	?	?
52. Cynoglossum Boragineen-Blau (mit S. roth, mit K. gelb)	Band von C bis F, stärkere Extinction von C bis E	blau	?	?
53. Centaurea Cyanus Compositenblau (mit S. hellroth, m. K. gelb)	1 Band B bis C, ein Band auf D, Schwächung von D bis F	blau	?	?

Der Körper und sein Lösungsmittel	Farbe bei durchfallendem Licht. Absorption	Farbe bei auffallendem Licht	Fluorescenzspectrum	Fluorescenzerreger
54. Epilobium angustifol. Blaupurpur (mit K gelb, mit S. ziegelroth)	Absorpt.: O bis B und von kurz vor E bis kurz nach F. Schwächung von F bis zum violetten Ende	purpur	?	?
55. Heidelbeere Saft roth, Schale blau (mit K. blaugrün)	Absorpt.: O bis C und D bis violettes Ende	blau	?	?
56. Delphinium consolida blau (alkalisch Gelb) (mit S. roth)	zwei charakteristische Streifen von und nach D, einer bei E bis b und Schwächung von C—D bis F			
57. Malva silvestris blau (mit K. gelb, mit S. roth)	Band von D nach F	blau	?	?
58. Lunaria Cruciferenblau (mit K. gelb, mit S. roth)	Band von vor D bis F	blau	?	?

d) Ergebniss für Blau bis Violett.

Alle haben den Zug gemein, mit Schwefelsäure in Roth überzugehen; die Mehrzahl geht mit Kali in Gelb über. Fluorescenz zeigt nur das Lacmus. Wir unterscheiden mit Beibehaltung der alten Bezeichnung:

α) Anthocyan. Band von D bis F: Cruciferenblau, Lunaria, Malvenblau, Violaceenblau bis Violett.

β) Anthocyan. Zwei schmale Streifen, einer vor, einer nach D, Extinction vom ersten dieser bis F: Campanulaceenblau (Lobelia Campanula) und Geraniumblau (Geranium pratense).

γ) Anthocyan. Extinction von O bis zwischen F und G: Gentianablau (G. acaulis).

δ) Anthocyan. Band von D bis F, im Spectrum des alkalischen Pigmentes zwei scharfe Absorptionsbänder vor und nach D!

ε) Anthocyan: Band BC(!) und auf D! Extinction von B bis F: Compositenblau (Centaura Cyanus, Kaiserblau).

ζ) Anthocyan: Zwei Bänder je vor und nach D und einer Eb. Schwächung und Extinction vom ersten Band bis F. Ranunculaceenblau (Delphinium consolida).

Ganz abweichend ist der Farbekörper der Heidelbeeren (s. Fig. 54). Extinction von O bis C und Schwächung von D bis violettes Ende.

IV. Zusammenstellung der Ergebnisse.

Fünfundsechzig verschiedene Pflanzen sind in dem Vorstehenden spectroscopisch analysirt. Mit der Schwefelsäure und Kalireaction waren gegen 130 Absorptionsspectren und 12 Fluorescenzspectren auszumessen, diese letzteren mit positivem Ergebniss. Sechsundzwanzig Fluorescenzspectren wurden abgemustert mit negativem Resultat und von 17 Blüthenfarben konnte, wegen experimenteller Schwierigkeiten und Lichtmangel, das positiv negative Ergebniss in Bezug auf Fluorescenz nicht errungen werden (Arbeitszeit für alle Aufnahmen Sommer 1887 und 1888). Fluorescenz wurde nachgewiesen bei zwei rothen Pigmenten (Alcanna und Paeonia), so dass, mit den früher schon bekannten, vier rothe Farbekörper durch das Fluorescenzspectrum scharf definirt sind: Magdalaroth, Lacmusroth, Alcannaroth und Paeoniaroth. Von 15 Pflanzen wurde nachgewiesen, dass sie nicht fluoresciren, und von vier Pflanzen konnte der Nachweis für—wider nicht geliefert werden. Die Fluorescenz wurde für die gelben und orangen Pigmente erwiesen für Tropaeolum, so dass mit der Curcuma zwei gelbe fluorescirende Pigmente charakterisirt sind. Von neun Pflanzen im Gelb konnte negatives Resultat festgestellt werden, von vier bleibt die Sache unentschieden. Vom Blau bis Violett wurden nur Anilinfarben und künstliches Gentianaviolett fluorescent gefunden, so dass mit Laccmus drei fluorescirende blauviolette Pigmente gegeben sind. Von zehn untersuchten Pflanzen

bleibt die Frage unentschieden. Die niederste Brechbarkeit des Fluorescenzlichtes bleibt dem Chlorophyll mit $\overline{BC}$, die höchste Brechbarkeit kommt dem Alcannapigment (von D) bis F zu und die absolut grösste Brechbarkeit gehört dem farblosen oder fast farblosen Quassia-Auszug (vergl. Fig. 58).

Nach der Absorption lassen sich die vorstehend charakterisirten 22 Farben synoptisch mit Hinweglassung der alten Bezeichnung und Einführung der botanischen Gattungsnahmen zusammenfassen:

A) Roth:

mit einem Band D bis nach F, Fluorescenz D—E Magdalaroth,
\- - - D bis F, - D—F Lacmusroth,
\- drei Bändern, Fluorescenz $\overline{CD}$ bis E Alcannaroth,
\- einem Band D—F ohne Fluorescenz Agrostemmaroth, Rosaroth, Nelkenroth,
\- - - D—F Paeoniaroth,
\- - - vor E bis nach F Epilobiumroth,
\- - - D bis violettes Ende Geranium, Diervillea, Gladiolus, Escheranthus, Amaranthus,
\- - - D bis violettes Ende und Band $\overline{BC}$ Calycanthus.

B) Gelb:

I. Mit einem Band von b bis violettes Ende ohne Absorption im Roth:

1. Curcuma mit Fluorescenz,
2. Linumgelb (Campanulacum) ohne Fluorescenz,
3. Primelgelb (Lysimachia) - -
4. Pilzgelb (Cantharellus) - -
5. Chelidonium majus (Milchsaft) - -

II. Mit einem Band von b bis violettes Ende und Absorptionsbändern im Roth:

1. Chelidonium majus im Roth Absorpt. von 0—B,
2. Papilionaceengelb - - - - 0—C,
3. Dryadeengelb - - - - B—C,
4. Ranunculaceengelb - - - - 0—C,

5. Hypericum im Roth Absorption von O—C,
6. Zinnia - - - - B—C.

III. Mit einem Band von b F bis violettes Ende ohne Absorption im Roth: Zimmtrose.

IV. Mit einem Band von b F bis violettes Ende mit Absorption im Roth: Cruciferengelb.

V. Mit einem Band von D—E bis violettes Ende und Fluorescenz: Tropaeolum.

C) Blau und Violett:

I. mit einem Band von D bis F u. nach F ohne Streifen: Viola Malva,
II. - - - - - B—C bis F: Lacmusblau,
III. - - - - - C bis nach F: Gentianaviolett, Anilinviolett,
IV. - - - - - C—D bis F u. zwei Streifen von u. nach D: Lobelia, Campanula, Geranium,
V. - - - - - B bis F und einem Streifen in B—C, einer in D: Centaurea Cyanus,
VI. - - - - - B—C bis F, ein Streifen vor, einer nach D u. ein dritter von E nach b: Delphinium consolida,
VII. mit einem Band von D bis violettes Ende, Absorption von O—C im Roth: Heidelbeere.

Berücksichtigt man endlich noch Farbenänderung bei der Behandlung der Pigmente mit Kali (K.) und Schwefelsäure (S.) und das Spectrum der so veränderten Pigmente Ks. und Ss., so ergiebt die nachfolgende Synopsis, dass wir es mit zahlreichen Farbekörpern zu thun haben.

I. Rothe Pigmente ohne Veränderung des Ss.

Name des Pigmentes	Ss.
Fuchsiaroth	das Kalispectrum von b bis violettes Ende
Rosaroth	wie vorher



Name des Pigmentes	Ss.
Epilobium	das Ks. von zwischen b F bis violettes Ende
Diervillea	wie vorher
Calycanthus	das Ks. von D bis violettes Ende und Streifen in nach C!
Geranium	das Ks. von b bis violettes Ende.

II. Rothe Pigmente mit Veränderung des Ss. und Ks.

Name des Pigmentes	Ss.	Ks.
Papaver Rhoeas Cydonia japonica	Abs.: O—C und vor D bis violettes Ende	Abs.: O—C und b—F bis violettes Ende
Gladiolus	Abs.: D—F, Aufhellung in F bis violettes Ende	Abs.: b bis violettes Ende
Petunia	Abs.: von D bis nach F	Abs.: b bis violettes Ende
Beta		Abs.: b bis violettes Ende
Radieschen	von nach D bis violettes Ende	Abs.: E bis violettes Ende
Ananaserdbeere	von O—C und nach D bis violettes Ende	Abs.: von O—B und F bis violettes Ende

III. Gelbe Pigmente ohne Veränderung des Ss. und Ks.

Name des Pigmentes	Ss.	Ks.
Cruciferengelb	Spectrum s. Text	Spectrum s. Text
Cantharellus	Spectrum s. Text	Spectrum s. Text

Name des Pigmentes	Ss.	Ks.
Compositengelb	Spectrum s. Text	Spectrum s. Text
Chelidonium Milchsaft	Abs.: von b bis violettes Ende	wie Ss.

IV. Gelbe Pigmente mit Veränderung des Ss. und Ks. oder eines der beiden.

Name des Pigmentes	Ss.	Ks.
Chelidonium majus lebendes Blumenblatt gelb	Abs.: O bis nach C und b bis violettes Ende	Zwei Streifen vor und nach F! zuletzt Absorption von b bis violettes Ende
Papilionaceengelb	Abs.: b bis violettes Ende	
Dryadeengelb	Abs.: O bis C—D und b—F bis violettes Ende	
Ranunculaceengelb	Abs.: O—C D und E—b bis violettes Ende	O—C D und b bis violettes Ende
Leingelb		b bis violettes Ende
Hypericumgelb	Abs.: O—C und b bis violettes Ende	
Lilium tigrinum	Abs.: D—F!	Abs.: b bis violettes Ende!
Zinniagelb	Abs.: D—F!	Abs.: E bis violettes Ende
Citronenschale in S. gelb, in K. orange	mit und ohne S. Abs.: O bis C und b bis violettes Ende	Abs.: O bis C, b bis violettes Ende, sowie Schwächung von D bis b, so dass nur die Gruppe C—D rein hindurchgeht.



V. Blaue Pigmente mit Veränderung von Ss. und Ks.

Name des Pigmentes	Ss.	Ks.
Lobelia Campanula Geranium	Abs.: v. D bis violettes Ende	Abs.: von b bis violettes Ende
Cynoglossum	Abs.: D bis F	zwei Streifen bei D und Abs. von E bis violettes Ende
Centaurea Cyanus	Abs.: B—C und D—F	Abs.: B C und b bis violettes Ende
Delphinium	Abs.: O—B und D—F, sowie Schwächung von F bis violettes Ende	
Viola	Abs. von kurz nach D bis F und Schwächung von F bis violettes Ende	Schwächung von D bis F, Absorption von F bis violettes Ende
Heidelbeere	Abs.: O—B und von vor D bis violettes Ende	Abs.: O bis nach D, Schwächung bis F.

Es ergeben sich also fünf Kategorien von Farben, welche durch ihr Verhalten zu S. und K. charakterisirt sind mit gegen dreissig Pigmentarten.

Figuren-Erklärung.

Tafel IV bis VI.

In den nachfolgenden Tafeln bedeuten die im Spectrum parallel den Frauenhofer'schen Linien stehenden Schraffirungen die Absorptionsbänder der verzeichneten Pigmente, die schräge Schraffirung bedeutet die Schwächung des betreffenden Theiles ohne vollständige Extinction. In den Figuren 1, 4, 21, 38, 44, 47, 48, 40, 61 ist je in dem oberen Horizontalstreifen das Absorptionsspectrum, in dem mittleren das Fluorescenzspectrum und in dem schrägen Streif das durch ein horizontalstehendes Prisma abgelenkte, nicht absorbirte Spectrum

verzeichnet. In diesem Streifen können die absorbirten Töne bei einigen Pigmenten ganz fehlen, so in concentrirter Chlorophylllösung. Bei einer grösseren Anzahl von Pflanzen wurde zu dem reinen Blumenblattspectrum noch das Kali und Schwefelsäurespectrum aufgenommen, diese sind mit „K") „S" an der Seite bezeichnet. Wo diese Vermerke nicht vorhanden, aber mehrere Spectralstreifen zu dem Gattungsnamen vorkommen, bedeuten diese das reine Pigmentspectrum (ohne Kali und Schwefelsäure) in verschiedener Concentration oder Blätterlage, so in 9, 11, 25, 52, 53, 56. In dem Täfelchen 60 ist in dem linken Theile das dirivirte Spectrum (nach Stokes und Lommel) demonstrirt (s. Text S. 83), in dem rechten Theil kann an den von oben nach unten abzumusternden Frauenhofer'schen Linien B, C, D, E, b, F, G die Brechbarkeit des Fluorescenzlichtes für die oben verzeichneten Pigmente abgelesen werden.

Farbenscala.

In dieser Tabelle sind 45 Farbennuancen in Aquarell gemischt nach möglichst genauer Abwägung der Töne zusammengestellt. [Die Aquarellfarben stammen zum grossen Theil aus der Farbenfabrik von Bohrmann Nachfolger, Berlin, zum kleineren von Ghenal, Paris.]

Das Pigment	Wie der Maler es mischt	Wie er es anspricht
1. Fuchsia	Carmin, Vermillon (Ghenal, Paris) und Cobalt	Purpur
2. Zinnia	Carmin, Orange (Chromgelb und Zinnober	Brillant-Roth
3. Geranium	Vermillon, Zinnober, Carmin	Hellroth
4. Nelke	Vermillon, Carmin, etwas Cobalt	Blauroth
5. Rosa III	Viel Vermillon, Carmin, etwas Ultramrin	
6. Rosa II	Carmin, Gigutt, Cobalt	
7. Viola (Roth)	Carmin, etwas Cobalt	Schattiruug von Blauroth
8. Rosa II	Carmin, Vermillon, etwas Cobalt	
9. Rosa II	Carmin, Gummigutt, Cobalt	
10. Oxalsaure-Carmin	Carmin, Van Dyk-Braun	Braunroth

Das Pigment	Wie der Maler es mischt	Wie er es anspricht
11. Magdalaroth, concentrirt	Ultramarin und Carmin	Schattirung von Blau-violett bis leuchtend Rothviolett
12. Alcannatinctur	Cobalt, Carmin	
13. Magdalaroth, Gelatine trocken	Carmin, Cobalt	
14. Magdalaroth	Carmin, Mennig	Schattirung Fleischfarbe
15. Lacmusroth	Mennig und Carmin	
16. Hoya carnosa	Chromgelb, Carmin, Zinnober (der innere Stern: Indisch Gelb)	Gelblich Rosa
17. Diervillea floribunda	Viel Carmin, etwas Cobalt und Van Dyk-Braun	Rothbraun
18. Calycanthus floridus	Van Dyk-Braun, etwas Vermillon, etwas Carmin	Gelbbraun
19. Tropaeolum majus	Indisch Roth, Orange, etwas Carmin, etwas Van Dyk-Braun	Schattirung von Goldbraun bis Orange
20. Rhustyphina (Herbstroth)	Orange, Vermillon, etwas Carmin, etwas Cobalt	
21. Zinnia, Gelb	Chromgelb, Zinnober, Indisch Roth	
22. Compositengelb (Hieracium)	Gummigutt, etwas Saturn-roth	Golbgelb
23. Gossypium, Gelb	Indisch Gelb	Reines Gelb
24. Curcuma	Chromgelb, etwas Saturn-roth	mehr, röthlich, Gelb, weniger
25. Linum campanu-laceum	Gummigutt, etwas Saturn-roth	
26. Lysimachia	Gummigutt, etwas Carmin	Mattgelb

Das Pigment	Wie der Maler es mischt	Wie er es anspricht
27. Compositengelb	Chromgelb, etwas Mennige	Strohgelb
28. Anilingrün	Vert végétal mit Preussisch Blau	Stechend Blau-Grün
29. Levkoje	Carmin, Cobalt	Schattirung von Blauviolett bis Rothviolett
30. Petunia (hell)	Carmin, etwas Cobalt, etwas Zinnober	
31. Lunaria	Cobalt, Carmin, etwas Chromgelb	
32. Epilobium angustifolium	Viel Carmin, etwas Ultramarin	
33. Campanula	Viel Carmin, wenig Cobalt und Ultramarin	Schattirung von Roth-Lila bis Blau und Blaupurpur
34. Borago officinalis	Viel Cobalt, etwas Carmiu	
35. Centaurea Cyanus	Ultramarin und Carmin	
36. Cynoglossum	Cobalt, etwas Carmin	
37. Viola altaica (hell)	Cobalt, etwas Carmin	
38. Delphinium	Viel Ultramarin u. Cobalt, wenig Carmin	
39. Fuchsia (Corolle)	Cobalt, etwas Carmin	
40. Lacmus-Blau	Viel Ultramarin, etwas Preussisch-Blau, Carmin	Schattirung von Dunkelbraunviolett bis Tiefblauviolett u. Tiefsammtschwarz

Das Pigment	Wie der Maler es mischt	Wie er es anspricht
41. Anilinviolett	Cobalt, Carmin, Ultramarin	Schattirnng von Dunkelbraunviolett bis Tiefblauviolett und Tiefsammtschwarz.
42. Petunia (dunkel)	Viel Carmin, etwas Ultramarin, etwas Preussisch-Blau	
43. Gesnera	Ultramarin, etwas Zinnober, Carmin, etwas Cobalt	
44. Gentianaviolett	Viel Ultramarin, etwas Zinnober, Carmin	
45. Viola, tiefsammtschwarz	Viel. Preussisch-Blau, Carmin und Cobalt	

106

Ueber Entstehung und Wachsthum der Zellhaut.

Von

E. Zacharias.

Hierzu Tafel VII—IX.

Als Untersuchungsmaterial wurden Wurzelhaare von Chara foetida verwendet. Die Pflanzen wurden in der Weise, wie ich es in meiner Arbeit über Kern- und Zelltheilung (Bot. Ztg. 1888, p. 51) beschrieben habe, behandelt und zur Beobachtung im lebenden Zustande vorbereitet. Sie wurden einem Rheinarme in der Nähe von Strassburg entnommen, woselbst sie mit Chara hispida untermischt wuchsen. Die von den kräftig entwickelten Pflanzen der Chara hispida eingeschlossenen Exemplare von Chara foetida waren meist klein und kümmerlich. Wurden sie nun von Chara hispida getrennt in Glascylindern cultivirt, so entwickelten sie sich rasch und producirten an den Knoten in wenigen Tagen starke Büschel von Wurzelhaaren, welche in einem Falle schon 48 Stunden nach Ansetzung der Cultur die zur Untersuchung genügende Länge erreicht hatten. Chara hispida bildete in Culturen fast gar keine Wurzelhaare, und ebenso verhielten sich einige andere Species. Nach einiger Zeit hörte die Bildung von Wurzelhaaren in den Culturen auf, die vorhandenen gingen, nachdem sie ein bestimmtes Maass der Entwickelung erreicht hatten, zu Grunde, und es mussten dann zur Gewinnung weiteren Untersuchungsmaterials neue Culturen angesetzt werden. Die Untersuchungen fanden in den Monaten Mai, Juni und Juli statt.

Schon gelegentlich früherer Untersuchungen waren mir in älteren Culturen eigenthümliche Verdickungen der Zellwand an den Spitzen der Rhizoiden aufgefallen, welche in Fig. 14, 15, 16 l. c. Taf. II abgebildet worden sind. In jüngeren, in raschem Wachsthum begriffenen Wurzelhaaren findet man diese Verdickungen nicht, die Wand des Schlauches ist ringsum von annähernd gleichmässiger Stärke, innen und aussen glatt contourirt. In den meisten Fällen gelingt es aber, an Schläuchen beliebigen Alters die Verdickungen hervorzurufen, wenn man mit Rhizoiden besetzte Knoten aus der Pflanze herausschneidet und nun auf dem Objectträger oder in mit Brunnenwasser gefüllten Gefässen weiter cultivirt. Die Wurzelhaare bleiben nach der Operation Tage lang am Leben, auch lassen sich dann noch Zelltheilungen in ihnen beobachten. Die Verdickungen nehmen oft sehr unregelmässige Gestalt an (Fig. 1). Meist ist die Verdickung des Schlauches an der Spitze verhältnissmässig gering. Nach rückwärts bildet dann im optischen Längsschnitte die innere Grenzlinie der Verdickung eine Curve, welche sich zunächst allmählich von der Aussengrenze der Membran entfernt, um sodann mehr oder weniger plötzlich gegen dieselbe abzufallen (Fig. 2, 3).

Hinsichtlich der Inhaltsverhältnisse der Wurzelhaare, deren Kenntniss für das Verständniss der folgenden, auf die Entstehung der Wandverdickungen bezüglichen Mittheilungen erforderlich ist, verweise ich auf das in meiner oben citirten Arbeit p. 51 angegebene [1]).

1) Um über die chemische Beschaffenheit der l. c. beschriebenen glänzenden Körper Aufschluss zu erhalten, wurde eine Reihe weiterer Reactionen geprüft. Die Körper färben sich weder in Chlorzinkjod (Alkoholmaterial) noch in einer Lösung ven Diamantfuchsin und Jodgrün in stark verdünntem Alkohol (lebendes Material). Concentrirte Essigsäure auf lebendes Material einwirkend veränderte binnen zwei Stunden die Körper nicht. Concentrirte Salzsäure wurde den in Wasser liegenden Rhizoiden zugeführt, die zuvor, um den Inhalt zu fixiren. durch Erwärmen getödtet worden waren. Die Körper verschwanden nun unter allmählicher Verkleinerung, ohne dabei ihr glänzendes Aussehen einzubüssen. An dem Orte, an welchem sich der Haufen glänzender Körper befunden hatte, waren nach dem Verschwinden derselben einige sehr kleine glänzende Körnchen zu sehen, von welchen unsicher blieb, ob sie bei der Säurewirkung erst aufgetreten, oder vorher schon vorhanden gewesen waren, und ob sie in irgend welcher Beziehung zu den grösseren Körpern standen. Concentrirte Schwefelsäure, auf Alkoholmaterial einwirkend, veränderte zunächst die Körper nicht, sodann verkleinerten sie sich langsam bis zum völligen Verschwinden, ohne dabei ihr

Die Entstehung der Wandverdickungen wurde Schritt für Schritt am lebenden Object verfolgt.

Bringt man wachsende Rhizoiden aus einer reinen, nicht durch Pilzvegetation gestörten Cultur, unmittelbar nachdem der Knoten, welcher sie trägt, aus der Pflanze herausgeschnitten worden ist, zur Beobachtung, so zeigt sich die Membran an der Spitze innen glatt contourirt. Im Plasma finden sich in unmittelbarer Nähe der Membran äusserst kleine wimmelnde Körnchen, während gröbere Einlagerungen hier fehlen. Nach wenigen Minuten pflegen die „glänzenden Körper" (l. c. p. 52) sich der Schlauchspitze zu nähern, indem ihre Hin- und Herbewegungen sich beschleunigen. Einzelne Körper trennen sich von den übrigen und dringen bis in unmittelbare Nähe der Schlauchspitzen-Membran vor, ohne jedoch hier zur Ruhe zu kommen. Rasch nimmt der Gehalt des Plasmas an wimmelnden Körnchen in unmittelbarer Nähe der Membran zu, auch die grösseren, blassen, in Methylviolett färbbaren Körper (l. c. p. 54) nähern sich in manchen Fällen der Schlauchspitze und bewegen sich hier träge umher. Nun erscheint an der Innengrenze der Membran ein Ansatz kleiner Körnchen (die Anlage der Wandverdickung). Ob derselbe dadurch bewirkt wird, dass sich die im Plasma umherwimmelnden Körnchen an der Membran festsetzen, oder dadurch, dass aus dem Plasma die Bildung der Körnchen an dem Orte erfolgt, wo sie festsitzend wahrgenommen werden, lässt sich nicht entscheiden. Der Ansatz der Körnchenschicht findet nicht gleichzeitig an der ganzen Innenfläche der Membran statt, welche später von der Verdickungsschicht ausgekleidet erscheint. Wenige Minuten,

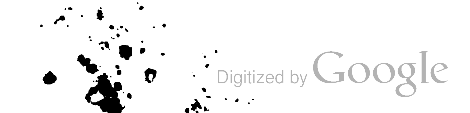
---

glänzendes Aussehen zu verlieren. Ein Anschiessen von Krystallen in der Umgebung der schwindenden Körper wurde nicht beobachtet, ebensowenig die Bildung von Gasblasen. Auf Zusatz von Kalilauge zu lebenden Wurzelhaaren verloren die Körper ihren Glanz und entschwanden sodann der Beobachtung. Kupferoxydammoniak (das weiter unten erwähnte Präparat kam zur Verwendung) blieb wirkungslos. Waren Rhizoiden auf ein Deckglas gebracht und dann mit diesem auf einem Platinblech geglüht worden, so erkannte man innerhalb der verkohlten Rhizoiden die Körper in anscheinend unveränderter Beschaffenheit. Dieselben verschwanden jedoch auf Zusatz von concentrirter Schwefelsäure nun nicht mehr. Die mitgetheilten Reactionen zeigen zwar, dass es sich um eine Anzahl in Pflanzenzellen sonst häufiger Verbindungen hier nicht handeln kann, gestatten jedoch keine bestimmten Schlüsse auf die chemische Beschaffenheit der eigenthümlichen Körper.

nachdem der Körnchenansatz aufgetreten ist, erkennt man im optischen Durchschnitt der Schlauchspitze an Stelle der Körnchen eine Schicht äusserst feiner Stäbchen, welche zur Membran senkrecht gestellt sind (Fig. 4). Betrachtet man die Schicht von der Fläche, so erscheint sie punktirt, man sieht die Querschnitte der Stäbchen. Allmählich werden die Stäbchen länger und dicker. Diese Verlängerung der Stäbchen, die Verbreiterung der ganzen Verdickungsschicht erfolgt nicht gleichmässig im ganzen Umfange derselben. Unmittelbar an der Spitze des Schlauches, wo die Stäbchen in den beobachteten Fällen zuerst aufzutreten pflegten, erreicht die Verdickung meist eine geringere Mächtigkeit als weiter rückwärts. Nach einiger Zeit gelingt es nicht mehr, in demjenigen Theile der Verdickungsschicht, welcher der primären Schlauchmembran benachbart ist, gesonderte Stäbchen zu erkennen, während solche in dem unmittelbar dem Plasma angrenzenden Theile noch erhalten sind. Fig. 5 stellt eine Schlauchspitze $5^{1}/_{4}$ Stunden nach der Isolirung des die Rhizoiden tragenden Knotens dar. Die Stäbchen sind an der Innengrenze der Verdickung noch überall deutlich, ausgenommen an der äussersten Spitze des Schlauches. An den mächtigeren Stellen der Verdickung gehen sie an der Aussengrenze in eine Partie über, die keinen Stäbchenbau zeigt und undeutlich granulirt erscheint, während die Stäbchen selbst homogen sind und glänzender, als die der primären Schlauchmembran benachbarte schwach granulirte Partie.

Endlich verschwindet die Abgrenzung der Stäbchen gegen einander auch an der Innengrenze der Verdickung. Fig. 2 stellt ein Schlauchende 16 Stunden nach der Isolirung des Tragknotens dar. Innen bei a zeigt die Verdickung eine glänzendere, homogene, glatt contourirte Schicht. Dann folgt ein breiterer, homogener, minder glänzender Theil b, und zu äusserst ein nicht homogener, nach innen zackig begrenzter Theil c, welcher an der Schlauchspitze und ebenso an dem derselben abgekehrten Ende der Verdickung fehlt. Bei s, s sind kleine, stark glänzende Körperchen zu erkennen.

Der geschilderte Verlauf des Verdickungsvorganges wurde an zahlreichen Rhizoiden verfolgt. Zwei Specialfälle mögen hier noch beispielsweise genauer beschrieben werden.



1. Beginn der Beobachtung 4 Uhr 30 Min. Nachmittags. Die Membran an der Spitze des Schlauches ist innen und aussen glatt contourirt. $4^3/_4$ Uhr Ansatz kleiner Körnchen bemerkbar. 5 Uhr unterscheidet man gut kleine, senkrecht zur Wand gestellte Stäbchen. 5 Uhr 30 Min., die Stäbchen sind beträchtlich länger geworden, sie stehen stellenweise sehr dicht, ihre Abgrenzung gegen das Plasma ist durchaus deutlich, ohne Uebergänge zu zeigen. Sie erscheinen in sich homogen, nicht granulirt.

2. 5 Minuten nach Beginn der Beobachtung erscheint an der Schlauchspitze ein Ansatz von körniger Beschaffenheit an der Innenseite der Membran. Nach $^1/_4$ Stunde[1]) sind deutliche Stäbchen zu erkennen. Nach $^1/_2$ Stunde ist die Stäbchenschicht bedeutend dicker geworden. Sie zeigt sich stellenweise in ihrer ganzen Mächtigkeit aus gesonderten Stäbchen gebaut, während an anderen Stellen der Stäbchenbau nur noch in der dem Plasma unmittelbar benachbarten Partie der Schicht deutlich zu erkennen ist. An der Spitze des Schlauches ist die Verdickungsschicht am stärksten. Sie dehnt sich (zunächst als Körnchenansatz) immer weiter auf die Seitenwände des Schlauches aus. Nach $^3/_4$ Stunden wird insofern ein Unterschied in der Mächtigkeit der Verdickung an der äussersten Spitze des Schlauches und weiter rückwärts kenntlich, als sich an der Spitze die Verdickung von geringerer Mächtigkeit zeigt. Die Innengrenze der Verdickung hat den weiter oben als üblich geschilderten Verlauf angenommen. Vom Plasma aus gerechnet erkennt man die Stäbchen deutlich durch den grössten Theil der Verdickungsschicht hindurch, doch lassen sie sich nur an den dünneren Stellen derselben, bei s, s Fig. 3, bis an die primäre Membran verfolgen. Nach $1^1/_2$ Stunden ist die Verdickung an der Spitze nicht merklich weiter verstärkt worden, wohl aber an den Seiten. Nach $5^1/_4$ Stunden hat sie eine Beschaffenheit angenommen entsprechend der in Fig. 5 abgebildeten. Der Schlauch, den diese Figur darstellt, befand sich an demselben Knoten wie derjenige, dessen Verhalten vorstehend beschrieben worden ist.

Die bisher geschilderte Art der Wandverdickung bei Wurzel-

---

1) Vom Beginn der Beobachtung an gerechnet. Ebenso sind die folgenden Zeitangaben zu verstehen.



haaren abgeschnittener Knoten ist zwar die in den weitaus häufigsten Fällen beobachtete, doch bildet sich zuweilen die Wandverdickung auch in anderer Weise aus. Man bemerkt dann ein Dickerwerden der Membran an der Schlauchspitze, ohne dass irgend etwas vom Ansatze einer von der vorhandenen Membran gesonderten Verdickungsschicht wahrzunehmen ist. Verdickungen, welche nachweislich auf diese Art entstanden waren, besassen niemals die Gestalt der Fig. 2. Die Verdickungen waren hier unmittelbar an der Spitze am stärksten. Es kamen auch Wurzelhaare zur Beobachtung, deren Membran schon vor der Isolirung der Tragknoten wahrscheinlich in der soeben beschriebenen Weise verdickt worden war. Die Membranen waren, als sie unmittelbar nach dem Herausschneiden der Tragknoten zur Beobachtung kamen, an der Spitze der Rhizoiden dicker als weiter rückwärts, homogen, innen glatt contourirt und ohne Spur von Stäbchenbau. Auch ihr später zu schilderndes Verhalten gegen Chlorzinkjod sprach gegen stattgehabten Stäbchenansatz. Nach $4^1/_2$ stündiger Cultur wurde dann in nur einem Schlauche des Präparates ein Stäbchenansatz gefunden. An einem anderen lebend beobachteten Objecte zeigten einige Schläuche, deren Spitzen kolbig anschwollen, eine Zeit lang nach der Isolirung des Tragknotens keinen Stäbchenansatz. Später wurde ein solcher an einigen Schläuchen constatirt. Die Membran, welcher die Stäbchen ansassen, war dicker, als die Primärmembran es sonst zu sein pflegt. Hier hatte vermuthlich zunächst eine Verdickung der Membran ohne Stäbchenbildung, dann mit solcher stattgefunden[1]).

An Schläuchen, deren Spitze eine Membranverdickung erfahren hatte, konnte bei weiterer Cultur eine Anschwellung des Endes constatirt werden (Fig. 6, 7, 8), oder aber eine Aufbauchung hinter der dickwandigen Stelle. Des weiteren kam es dann vor, dass eine Verzweigung des Schlauches dicht hinter der dickwandigen Stelle erfolgte (Fig. 9). In einem näher verfolgten Falle war die Aus-

1) In einer älteren Cultur waren die Wurzelhaare stark verlängert und verzweigt, mit Bakterien und sonstigen Organismen verschiedener Art besetzt, zum Theil abgestorben, zum Theil aber noch mit lebhaft strömendem Plasma versehen. Die Membranen waren zum Theil stark verdickt. Die Verdickungen hatten sich aber nicht auf die Schlauchspitzen beschränkt, sondern auf den ganzen Zellumfang ziemlich gleichmässig ausgedehnt. Die Membranen waren innen glatt contourirt, ohne Stäbchenbau.

zweigung 22 Stunden nach der Isolirung des Tragknotens vorhanden. Die Ansammlung glänzender Körper wanderte in die Auszweigung ein. In dem in Fig. 9 dargestellten Rhizoid bog die Plasmaströmung auch in das dickwandige ehemalige Schlauchende ein, welches durch die Auszweigung zur Seite geschoben worden war. In der Auszweigung bildete sich auf dem Wege der Zelltheilung eine Scheidewand bei s.

Die in Fig. 6 und 9 dargestellten Schläuche hatten ihre Wand durch Anlagerung von Stäbchen verdickt. In einigen Fällen fanden sich Schläuche, deren äussere Membranschichten gesprengt waren, worauf der Schlauch sich in der bisher eingehaltenen Richtung weiter verlängerte. Fig. 10 zeigt einen derartigen Fall. Der Schlauch hatte am Ende eine Anschwellung erhalten, nahm jedoch, nachdem hier äussere Membranschichten gesprengt worden waren, weiterwachsend sofort wieder den Durchmesser an, welchen er oberhalb der Anschwellung besessen hatte. Es war hier nur eine einzige, scharf abgesetzte Sprengstelle zu bemerken. Eine Sprengstelle von Gestalt eines Ringes zeigt Fig. 7, während Fig. 11 wiederholte Sprengungen unregelmässiger Art erkennen lässt. Zahlreiche, auf einander folgende gesprengte Schichten zeigt Fig. 12. Der hier abgebildete Schlauch entstammte dem Präparat, welches mit Membranverdickungen zur Beobachtung kam, die, wie ausgeführt worden ist, wahrscheinlich ohne Stäbchenbildung entstanden waren. Die Figur wurde nach Behandlung dieses Präparates mit Chlorzinkjod entworfen, ebenso Fig. 8, während Fig. 7 vor der Chlorzinkjod-Behandlung, und zwar kurz nach der Isolirung des Knotens, welcher die in Rede stehenden Wurzelhaare trug, gezeichnet worden ist. Die Figuren 7, 8 und 12 stellen Schläuche dar, welche keine Stäbchenschichten erkennen liessen; Fig. 8 zeigt keine Sprengstellen. Die in Fig. 10 und 11 abgebildeten Rhizoiden gehörten einem anderen Präparate an. Welcher Art die Wandverdickungen gewesen waren, welche dieselben erfahren hatten, wurde nicht ermittelt.

An in die Länge wachsenden Rhizoiden ohne Membranverdickung und Anschwellung an der Spitze, wie sie aus reinen, pilzfreien Culturen unmittelbar nach der Isolirung der Tragknoten zur Beobachtung kommen, sah ich nichts von Sprengstellen äusserer Membranschichten. Nur in einem Falle wurden an einem kräftigen Schlauche

aus einer Cultur der bezeichneten Art Sprengstellen äusserer Membranschichten hinter der Spitze beobachtet. Der Schlauch besass keine Anschwellung, ob seine Membran verdickt war oder nicht, ist in meiner bezüglichen Aufzeichnung leider nicht vermerkt worden.

Die vorliegenden Beobachtungen genügen nicht, um zu entscheiden, ob und welche Beziehungen bestehen zwischen den verschiedenen Arten der Verdickung, dem Auftreten von Sprengstellen und der Bildung von Endanschwellungen und Aufbauchungen der Schläuche hinter der dickwandigen Partie. Doch schienen mir bei der Verdickung ohne Stäbchenansatz vorzugsweise Endanschwellungen und Sprengungen aufzutreten, Aufbauchung und Auszweigung hinter der dickwandigen Stelle bei der durch Stäbchenansatz eingeleiteten Art der Verdickung. Fig. 6 zeigt allerdings Endanschwellung und Stäbchenansatz, doch halte ich es für möglich, dass hier in Verbindung mit der Endanschwellung zunächst eine Verdickung ohne Stäbchenansatz stattfand und dann erst der letztere erfolgte. Dass dergleichen vorkommen kann, dafür spricht das weiter oben (p. 112) mitgetheilte.

Verhalten der Membranen gegen Reagentien:

Congoroth. Bringt man mit Wurzelhaaren besetzte Knoten in Brunnenwasser, welchem etwas Congoroth zugesetzt worden ist, so färben sich alsbald die Membranen roth, das lebende Plasma bleibt farblos. In den ersten Entwickelungsstadien der Verdickungsschicht ist es nicht möglich zu entscheiden, ob die einzelnen winzigen Stäbchen roth gefärbt sind oder nicht, hingegen zeigt dann die Stäbchenschicht als ganzes eine rothe Färbung (Fig. 4). Sind die Stäbchen länger und breiter geworden, so erscheinen sie intensiv gefärbt.

Methylviolett. Bei Anwendung einer sehr verdünnten Lösung von Methylviolett gelingt es, Wurzelhaare stundenlang am Leben zu erhalten, so dass begonnene Zelltheilungen in der Lösung vollendet werden. Gefärbt werden namentlich die Verdickungsschichten der Membran an der Schlauchspitze und die länglichen blassen Körper im Plasma [1]).

---

1) Vgl. E. Zacharias, Kern- und Zelltheilung. Bot. Ztg. 1888, p. 54.

Kupferoxydammoniak[1]). Mit Wurzelhaaren besetzte Knoten wurden kurze Zeit nach ihrer Isolirung in Wasser erwärmt und darauf in Alkohol eingelegt[2]). Nach Abspülung in Wasser kamen dieselben in Kupferoxydammoniak zur Untersuchung. Die Stäbchen der Verdickungsschicht traten nun sehr scharf hervor, während das Plasma stark quoll. Auch die kleinsten Stäbchen bis zum eben erst sichtbar werdenden Ansatze herab wurden ungemein deutlich.

Millons Reagens. Die Rhizoiden wurden in lebendem Zustande mit dem Reagens in Berührung gebracht und dann darin erwärmt. Wurden die Schläuche unmittelbar nach der Isolirung des Tragknotens mit dem Reagens behandelt, so zog sich das Plasma allseitig, glatt contourirt, vollständig von der Membran zurück, färbte sich roth, und zwar im centralen Theile stärker als in der Peripherie. Eine Färbung der Membran trat nicht ein, ihre Innengrenze erschien glatt, ohne Anlagerungen. Erfolgte die Einwirkung des Reagens, sobald man den Stäbchenansatz wahrnahm, so hob sich, wie Fig. 13 zeigt, eine zarte, vollständig farblose, gefältete Haut h (die junge Verdickungsschicht) von der primären Membran m und dem sich contrahirenden Plasma p ab. Sie war in dem abgebildeten Falle nicht homogen, besass an einer Stelle undeutlichen Stäbchenbau und legte sich weiter rückwärts von der Schlauchspitze ringsum dem Plasma an. Neben Zuständen dieser Art fanden sich dann in Präparaten, die $^1/_4$ Stunde nach der Isolirung der Knoten mit dem Reagens behandelt worden waren, Rhizoiden, deren Plasma sich von der Membran zurückgezogen hatte, wo jedoch die Spitze des rothgefärbten, contrahirten plasmatischen Schlauchinhalts von einem derselben dicht anliegenden, farblosen, etwas granulirten Saume umzogen war. Eine vom Plasma und der Primärmembran getrennte Haut war hier nicht vorhanden. Die Fig. 14, 15 stellen successive ältere Stadien nach Einwirkung des Reagens dar. In Fig. 15 hat sich die Verdickungsschicht nur theilweise von der primären Membran losgelöst. Sie zeigt theilweise deutlichen Stäbchenbau und ist völlig farblos. Wo die Verdickungsschicht mit der

1) Das verwendete Präparat bewirkte an Baumwollenhaaren binnen 24 Stunden nur geringfügige Quellungen.

2) Beim directen Eintragen lebender Schläuche in Alkohol platzen dieselben häufig.

Primärmembran in Verbindung geblieben ist, besitzt letztere einen röthlichen Ton. In Fig. 6 und 16 hat sich die Verdickungsschicht in ihrer ganzen Ausdehnung nicht von der primären Membran losgelöst und auch das Plasma hat sich nicht von der Verdickungsschicht zurückgezogen, während es sich von den nicht verdickten Wandungen des Schlauches völlig losgelöst hat. Die farblose Verdickungsschicht mit ihrer unebenen, dem Stäbchenbau entsprechenden Innengrenze setzt sich ungemein scharf gegen das rothgefärbte Plasma ab. Fand in den mit dem Reagens behandelten Schläuchen eine Ablösung der Verdickungsschicht statt, so blieben keinerlei Residua an der primären Membran haften, sie war innen glatt contourirt. In Schläuchen mit stärkerer Verdickung nahmen die äusseren Theile der letzteren in dem Reagens zuweilen einen röthlichen Ton an. In einem solchen Falle war der äussere, röthlich gefärbte Theil der Verdickung granulirt, ohne Stäbchenbau, während der innere, dem Plasma benachbarte Theil Stäbchenbau aufwies und keine Färbung besass. Das Plasma hatte sich ein wenig von der Verdickungsschicht zurückgezogen, von seiner Peripherie strahlten jedoch zahlreiche feine Fäden gegen die Verdickung hin. Rothe Färbung liess sich an ihnen nicht erkennen, was bei ihrer Zartheit und der hellen Färbung, welche das periphere Plasma überhaupt auszeichnet, nicht auffallen konnte.

Chlorzinkjod. Es soll hier zunächst die Wirkung des Reagens auf normal wachsende Schläuche ohne Wandverdickung geschildert werden, sodann auf solche mit Wandverdickung, welche durch Stäbchenansatz eingeleitet wird, in verschiedenen Stadien der Entwickelung, und endlich auf solche mit Wandverdickung ohne Stäbchenansatz.

Um für die weiter unten folgenden Ausführungen die erforderliche Grundlage zu gewinnen, wird es nöthig sein, für eine grössere Anzahl von Einzelfällen die Wirkung des Reagens genauer zu beschreiben.

Bringt man kräftig wachsende Rhizoiden unmittelbar nach der Isolirung ihrer Tragknoten in Chlorzinkjodlösung, so färbt sich die Membran in ihrer ganzen Ausdehnung hellblau. Keinerlei innere Schichten werden abgehoben. Entweder zieht sich das Plasma vollständig von der Membran zurück, oder es bleibt mehr oder weniger

braun gefärbte, körnige Substanz innen an der Membran der Schlauchspitze haften, während sich das übrige Plasma contrahirt und ablöst. Dasselbe färbt sich in der Peripherie heller als in den inneren Theilen. Die innen an der Membran der Schlauchspitze haftende Substanz lässt in manchen Fällen eine braune Färbung nicht erkennen, sondern erscheint farblos.

Ein Präparat wurde $^1/_4$ Stunde nach der Isolirung des Knotens mit Chlorzinkjod versetzt. In einigen Schläuchen zog sich nun das Plasma an der Spitze von der blau gefärbten Membran vollständig zurück, in anderen jedoch nicht. Hier liessen sich dann folgende Fälle unterscheiden: 1. das Plasma schmiegte sich der Membran dicht an, welche einen hellgelben Farbenton besass, 2. die Membran war farblos. Eine braune Schicht vom Aussehen des Plasmas lag ihr eng an, und von dieser Schicht hatte sich das Plasma in der Weise, wie es Fig. 17 darstellt, theilweise zurückgezogen.

Einem Präparate wurde Chlorzinkjod zugefügt, bevor sich noch ein deutlicher Stäbchenansatz gebildet hatte. Die glänzenden Körper waren jedoch schon in die äusserste Schlauchspitze eingerückt und ein ganz zarter Körnchenansatz schien sich zu bilden. Dann zeigten die Schlauchspitzen entweder das in Fig 17 dargestellte Verhalten [1]), oder die Hauptmasse des Plasmas zog sich aus der Spitze zurück, doch blieb ein dünner brauner Wandbeleg haften, der mit dem zurückgezogenen Plasma durch Stränge verbunden war.

Kurze Zeit nach der Isolirung des Knotens war in einer Schlauchspitze ein ganz schwacher Stäbchenansatz zu bemerken, in einer daneben befindlichen noch nicht. Nun wurde Chlorzinkjod zugesetzt und die Wirkung des Reagens verfolgt. In der Schlauchspitze mit Stäbchenansatz färbte das Plasma sich gelbbraun und zog sich ein wenig aus der Schlauchspitze zurück. Gleichzeitig quoll die Stäbchenschicht, stellenweise blieb jedoch ihr Bau zunächst kenntlich. Farblos hob sie sich faltig von der Primärmembran ab, welche sich gelbbraun färbte, sodann nahm die ganze Stäbchenschicht hellblaue Farbe an. An der Schlauchspitze ohne Stäbchenansatz färbte sich die Membran durchaus blau. Eine Abhebung innerer Schichten erfolgte nicht.

---

1) In einem Falle war in der braunen, der Membran anliegenden Schicht ein äusserst feiner Stäbchenbau zu erkennen.

Fig. 18 betrifft einen Schlauch, der, nachdem sich eine deutliche Stäbchenschicht gebildet hatte, in Alkohol gebracht und dann in Chlorzinkjod untersucht worden war. Von der bis br, br (von der Spitze aus gerechnet) hellgelbbraun, von da ab blau gefärbten Primärmembran hat sich die Stäbchenschicht losgelöst. Sie stellt eine gefältete, gequollene, aber nicht homogen aussehende Haut h dar, von welcher sich die braun gefärbte Plasmamasse p zurückgezogen hat. An frisch mit Chlorzinkjod behandelten jüngeren Verdickungsschichten konnte in anderen Fällen der Stäbchenbau noch erkannt werden.

Einem Präparat, welches $1/2$ Stunde nach der Isolirung des Knotens an den meisten Schlauchspitzen Stäbchenansatz zeigte (die Spitze des längsten Schlauches zeigte keinen), wurde Chlorzinkjod zugefügt. An allen Schlauchspitzen, auch der Spitze des längsten Rhizoids, färbte sich die Primärmembran braun. Bei einigen Schläuchen war der braunen Primärmembran innen eine braune, körnige Schicht angelagert, die unmittelbar an der Schlauchspitze minder mächtig war als weiter rückwärts von derselben. Von dieser Schicht hatte sich eine zarte, faltige blaue Schicht abgehoben, von welcher sich andererseits das Plasma zurückgezogen hatte. In einem Schlauchende wurde die braune körnige Schicht nur an einer Stelle, und auch hier nicht mit Sicherheit constatirt.

In einem anderen Falle (Alkoholmaterial) färbte sich die Primärmembran, welcher sich eine deutliche Stäbchenschicht angelagert hatte, in Chlorzinkjod blau. Auch als frisches Material etwa drei Stunden nach der Isolirung des Knotens in Chlorzinkjod gelangte, färbte sich einmal die Primärmembran blau. Die äusseren Theile der Verdickungsschicht färbten sich hier braun, die inneren blau.

Das in Fig. 19 abgebildete Rhizoid (Alkoholmaterial) zeigte nach Zusatz von Chlorzinkjod schönen Stäbchenbau bei s, s. Die Stäbchen färbten sich in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmässig blau. Zwischen die Stäbchen erstreckten sich vom Plasma aus feine gelbe Fortsätze, welche sich bis an die Primärmembran verfolgen liessen.

Fig. 20 stellt ein Wurzelhaar dar, welches in einer Congorothlösung cultivirt worden war und gleichzeitig verschiedene Entwickelungsstadien der Verdickung darbot. Als der abgebildete

Zustand erreicht war, erfolgte ein Zusatz von Chlorzinkjod. Nun quoll die Verdickungschicht, der Stäbchenbau verschwand, das Plasma wurde gelbbraun, die Verdickungsschicht (auch an den dünnsten Stellen) violett. Unmittelbar der Primärmembran anliegend zeigte sich eine schmale, gelbbraune, körnige Zone, welche aber an den dünnsten Stellen der Verdickung nicht kenntlich war. Ein mit Wurzelhaaren besetzter Knoten wurde, sobald sich ein deutlicher Stäbchenansatz in einigen Schläuchen gebildet hatte, in Wasser erwärmt. Dabei blieb die Configuration des Schlauchinhalts gut erhalten, das Plasma contrahirte sich fast garnicht. Darauf wurde das Object in Alkohol eingelegt, später in Wasser abgespült und in Chlorzinkjod untersucht. Das Aussehen, welches verschiedene Schlauchspitzen des Präparates nun darboten, möge im Folgenden näher beschrieben werden: 1. Das Plasma lag an der Spitze des Schlauches fest der blau gefärbten Membran an, während es sich von den Seitenwänden vollständig zurückgezogen hatte. Spuren einer besonderen, etwa als Anlage einer Verdickungsschicht zu deutenden Schicht waren nicht zu erkennen. 2. Unmittelbar der gelblich gefärbten Primärmenbran lag eine Schicht an, welche an einzelnen Stellen faltig abgehoben war. Von dieser Schicht schien es mir, als ob sie aus blauen Nädelchen bestände, als ob diese Nädelchen aber nicht bis hart an die Innengrenze der Primärmembran reichten, sondern hier sich noch eine feine braune, körnige Zone befände. Diese Dinge lagen aber so sehr an der Grenze des Sichtbaren, dass ich sie nicht mit voller Sicherheit erkennen konnte. 3. Die Primärmembran war gelb, von dieser hob sich, stellenweise etwas faltig, eine hellblaue Verdickungsschicht ab. Zwischen dieser und der Primärmembran befand sich keine braune Schicht, die Primärmembran war jedoch innen nicht ganz glatt contourirt, sondern körnig rauh. Der Stäbchenbau der Verdickungsschicht war kenntlich, desgleichen Plasmafortsätze, welche zwischen die Stäbchen einsprangen. 4. Die Verdickungsschicht war nur an einer Stelle, wo sie am dicksten war, ein wenig von der hellgelben Primärmembran abgehoben. Sie bestand aus hellblauen Stäbchen, welche schon etwas dicker und länger waren, als sie bei ihrem ersten Auftreten im lebenden Wurzelhaar erscheinen. Sie sassen der Primär-

membran direct an, irgend welche braune Körnchenzone war nicht vorhanden, die Primärmembran innen scharf begrenzt.

In einem anderen wie das vorige behandelten Präparate, welches frisch deutlichen Stäbchenansatz zeigte, war die Primärmembran hellgelbbraun, die Verdickungsschicht hellblau gefärbt, ein wenig hier und da faltig abgehoben, gequollen, der Stäbchenbau meist verwischt, hier und da aber noch gut zu erkennen. An mehreren genau untersuchten Schlauchspitzen fand ich die Innengrenze der Primärmembran völlig glatt, braune Körnerschichten waren nicht vorhanden. Der blau gefärbten Verdickungsschicht lag das Plasma überall dicht an.

Schläuche, welche sich an einem Knoten aus derselben Cultur wie das vorstehend beschriebene Präparat befanden, wurden drei Stunden nach der Isolirung des Knotens wie die beiden vorerwähnten Präparate behandelt. Mehr oder weniger breite braune, körnige Schichten lagen nun zwischen der Primärmembran und dem blauen, inneren Theil der Verdickung. Diese braunen Schichten waren zum Theil um ein mehrfaches mächtiger, als es die blauen Verdickungsschichten in den Schläuchen des vorstehend beschriebenen Präparates waren, welche zwischen sich und der Primärmembran keine braunen Schichten besassen. Die Färbung der braunen Schichten war dunkelkastanienbraun, diejenige des Plasmas bedeutend heller, gelbbraun, auch die Primärmembran zeigte einen helleren Farbenton.

Das Resultat der Einwirkung von Chlorzinkjod auf eine Wurzelhaarspitze mit stark verdickter Membran zeigt Fig. 21. Es ist hier eine Schlauchspitze aus demjenigen Präparat abgebildet, welchem auch Fig. 2 entnommen ist. Letztere entspricht dem lebenden Zustande. Infolge des Zusatzes von Chlorzinkjod zum lebenden Object hat sich die Verdickungsschicht an der Spitze des Schlauches von der primären Membran getrennt. Letztere ist von der Spitze bis zu der mit br bezeichneten Stelle braun gefärbt. Ihre Innengrenze ist, wo die Verdickungsschicht sich losgelöst hat, glatt, nur bei K körnig. Von br ab geht die braune Färbung in blau über, und die deutliche Abgrenzung der Primärmembran nach innen schwindet. Die Verdickungsschicht ist an der Spitze in ihrer ganzen Ausdehnung blau gefärbt, an den Seiten des Schlauches jedoch nur in den in der Figur heller gehaltenen, dem Protoplasma benachbarten Theilen.

Die dunkler gehaltenen Theile, welche an die Primärmembran angrenzen, erscheinen braun in verschiedenen Tönen[1]). Von der Innenseite der Verdickungsschicht wurden hier so wenig wie an jüngeren Stadien irgend welche gesonderte Membranschichten abgehoben. Der Schlauch, welchen Fig. 1 im lebenden Zustande darstellt, wurde in Wasser erwärmt und in Alkohol eingelegt, dann in Wasser abgespült und in Chlorzinkjod untersucht. Die Primärmembran färbte sich gelbbraun, jedoch weit heller als das Plasma, die Verdickungsschicht blau, sie war glatt contourirt, ohne Stäbchenbau zu zeigen. Im äusseren Theile der Verdickung, der Primärmembran anliegend, zeigte sich nur stellenweise (nicht unmittelbar an der Schlauchspitze) eine sehr schmale körnige braune Schicht.

An einem wie das vorstehend beschriebene Object behandelten Knoten, der 48 Stunden nach seiner Isolirung in Wasser erwärmt worden war, waren die inneren Theile der Verdickungsschichten blau gefärbt. In der blau gefärbten Verdickungsmasse konnte bei manchen Schläuchen eine schöne Schichtung erkannt werden, irgend welche zu den Schichten senkrechte Linien, welche auf Stäbchenbau hingedeutet hätten, waren jedoch nicht zu sehen. Ein äusserer brauner Theil der Verdickung setzte sich meist gegen den blauen nicht scharf ab, sondern das Braune ging durch gelbe und grünliche Töne in das Blau über. Auch im braunen Theil trat kein Stäbchenbau hervor. Das Plasma hatte sich etwas von der Verdickungsschicht zurückgezogen, ohne dass jedoch Fortsätze zu der letzteren hinüberführten.

Fig. 22 stellt die Spitze eines Schlauches dar, welcher frisch mit Schwefelsäure, einer Lösung von Jod in Jodkali und darauf mit Chlorzinkjod behandelt worden war. Die Verdickungsschicht besteht hier aus einem breiten, inneren, gequollenen blauen Theil, der unmittelbar an das braune Plasma angrenzt, und einem schmäleren, braunen körnigen Theil, welcher der scharf begrenzten Primärmembran ringsum anliegt. An der Schlauchspitze hat sich der blaue Theil der Verdickungsschicht von dem braunen getrennt.

---

1) An Objecten, welche in Congorothlösungen gebracht worden waren, zeigten sich nach 24 Stunden auch diejenigen Theile der Verdickungsschicht roth gefärbt, welche sich in Chlorzinkjod braun zu färben pflegen.

Fig. 23 zeigt eine Schlauchspitze aus Alkoholmaterial nach Einwirkung von Chlorzinkjod. Die Primärmembran ist braun gefärbt. Die äussere, braune granulirte Partie der Verdickungsschicht ist gegen die innere, blaue homogene nicht scharf abgesetzt, sondern geht in letztere allmählich über. Dabei erhält man den Eindruck, als ob braune körnige Substanz mit der blauen homogenen an den Grenzen beider ein inniges Gemenge bilde.

Hinsichtlich der Einwirkung von Chlorzinkjod auf Membranverdickungen, welche ohne Stäbchenansatz entstanden waren, ist noch folgendes zu berichten: Von drei einander benachbarten Schlauchspitzen, welche in lebendem Zustande beobachtet wurden, bildete sich in der einen eine aus Stäbchen bestehende Verdickungsschicht, während die Membranen der beiden anderen dicker wurden, ohne dass Stäbchenschichten auftraten. Auf Zusatz von Chlorzinkjod löste sich bei ersterer Schlauchspitze die Stäbchenschicht von der sich braun färbenden Primärmembran ab, wie in Fig. 18, und andererseits zog sich das Plasma von der Stäbchenschicht zurück. In den zwei anderen Schläuchen löste sich keinerlei Verdickungsschicht von einer Primärmembran ab. Die dicker gewordene Membran der Schlauchspitze färbte sich als zusammenhängendes Gebilde in toto blau.

Als weiter oben von der Membranverdickung ohne Stäbchenbildung die Rede war, wurde ein Fall beschrieben, in welchem die Schläuche schon vor der Isolirung des Tragknotens Verdickungen wahrscheinlich ohne Stäbchenansatz erhalten hatten. Hier wurde nach $4\frac{1}{2}$stündiger Cultur des isolirten Knotens in einer Schlauchspitze Stäbchenansatz constatirt, und nun Chlorzinkjod zugefügt. Diejenigen verdickten Membranen, an welchen kein Stäbchenansatz beobachtet worden war, färbten sich in toto blau, ohne dass innere Schichten abgehoben wurden (Fig. 12, 8). Der Schlauch hingegen, welcher im lebenden Zustande den beginnenden Stäbchenansatz gezeigt hatte, besass nunmehr eine äussere, dickere, blau gefärbte Membranschicht, darauf folgte, der blauen fest anliegend, eine sehr schmale, braune Schicht, und endlich, von der letzteren abgehoben, eine ganz zarte, blaue, faltige Haut.

Phloroglucin-Salzsäure bewirkt keine Röthung derjenigen Theile der Membranen, welche sich mit Chlorzinkjod braun färben. Diese Theile erhalten vielmehr einen hell bräunlichen Ton.

Salzsäure von der Concentration 4 vol. reine concentrirte Salzsäure auf 3 vol. Wasser auf Schlauchspitzen mit starken Wandverdickungen (Alkoholmaterial) einwirkend, verursachte Quellung der Verdickungsschicht. Derjenige Theil derselben, welcher sich mit Chlorzinkjod braun zu färben pflegt, erschien nicht homogen, ohne jedoch das glänzende Aussehen des scharf hervortretenden Protoplasmas darzubieten.

Die vorstehend mitgetheilten Befunde scheinen mir für die Fragen nach der Entstehung und dem Wachsthum der Zellhaut von einigem allgemeineren Interesse zu sein.

Entstehung der Zellhaut:

Fassen wir die Beobachtungen am lebenden Object und die durch Einwirkung von Reagentien erzielten Resultate zusammen, so ergiebt sich zunächst, dass in bestimmten Fällen die Verdickung der Zellhaut dadurch eingeleitet wird, dass an der Innengrenze der vorhandenen Membran eine neue Membranschicht angelegt wird. Die Neubildung beginnt mit dem Auftreten kleiner Körnchen, aus diesen werden Stäbchen, welche breiter und länger werden, um sich endlich zu einer zusammenhängenden Membranschicht zu vereinigen. Zwischen den Stäbchen erkennt man in gewissen Stadien Plasmafortsätze, welche entweder, da sie später in der homogenen Membran nicht mehr gesehen werden, zurückgezogen werden oder Veränderungen erleiden müssen.

Die Herkunft und chemische Beschaffenheit der zuerst auftretenden Körnchen festzustellen, ist nicht gelungen. Es bleibt unentschieden, ob dieselben in unmittelbarer Nachbarschaft der Membran aus dem Plasma entstehen, oder etwa an anderen, von dem Orte ihrer Ablagerung mehr oder weniger entfernten Orten in der Zelle. Zu Gunsten der letzteren Möglichkeit könnte die Beobachtung angeführt werden, dass kleine wimmelnde Körnchen sich in grösserer Masse im Plasma der Schlauchspitze einfinden, wenn die Bildung der Verdickung beginnt, doch ist es mir niemals gelungen, direct zu beobachten, dass diese kleinen wimmelnden Körnchen sich festsetzen, um die Anlage der Verdickungsschicht zu bilden. Hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit des Körnchenansatzes zeigte die Behandlung mit einem

Kupferoxydammoniak-Präparate, dass derselbe gegen dieses Präparat wie die Zellhaut reagirt. Beide blieben deutlich erhalten, während das Plasma verquoll. Eine Färbung mit Millon's Reagens fand auch in den frühesten Stadien, in welchen eine Verdickungsschicht nach Anwendung dieses Reagens kenntlich war, nicht statt. Jedoch ist es fraglich, ob die jüngsten, nach Einwirkung des Reagens noch wahrgenommenen Verdickungsschichten solche waren, die im Leben als Körnchenansatz erschienen, oder ob dieselben schon etwas älteren Stadien entsprachen. Besteht die Verdickungsschicht schon aus kleinen Stäbchen, wie in Fig. 20 bei s, so erkennt man in manchen Fällen, dass die ganzen Stäbchen sich mit Chlorzinkjod blau färben. Hingegen konnte an Präparaten, in welchen an einigen Schläuchen sich die Bildung der Verdickungsschicht im ersten Stadium befand, eine blau gefärbte Stäbchenschicht nach Zusatz von Chlorzinkjod nicht erkannt werden, es trennte sich vielmehr eine braune peripherische Schicht vom Plasma ab, welche in einem Falle einen Stäbchenbau erkennen liess, in anderen Fällen jedoch sich in ihrem Aussehen durch nichts vom Plasma unterschied. In Schläuchen, welche unmittelbar nach der Isolirung ihrer Tragknoten in Chlorzinkjod gelangten, zog sich das Plasma meist völlig von der blau gefärbten Membran zurück, hinterliess jedoch in einigen Fällen auch an der Membran haftende Theile.

Zu einer bestimmten Zeit bestand also in einer Reihe von Fällen die Verdickungsschicht in ihrer ganzen Mächtigkeit aus Stäbchen, welche Cellulose-Reaction zeigten. Diese Stäbchen waren, wie direct beobachtet wurde, aus kleinen Körnchen hervorgegangen. Dass letztere mit den wimmelnden Körnchen im Plasma identisch waren, ist möglich, aber nicht erwiesen. Die chemische Natur der kleinen Körnchen im Plasma festzustellen gelang nicht, da bei ihrer Kleinheit das Verhalten der umgebenden Substanzen kein sicheres Urtheil über ihr eigenes Verhalten gegen Reagentien zuliess. Auch war aus denselben Gründen die chemische Beschaffenheit der ersten, aus winzigen Körnchen bestehenden Anlage der Verdickungsschicht nicht zu ermitteln. Aus der Thatsache, dass braune Schichten von plasmaähnlichem Aussehen in Schläuchen mit beginnender Membranverdickung nach Zusatz von Chlorzinkjod an der Innenseite der Membran haften blieben, ist für die chemische Natur der Körnchen

nichts zu schliessen, welche man im lebenden Zustande als Anlage der Verdickungsschicht wahrnimmt. Eine etwaige blaue Färbung der Körnchen hätte durch die tiefbraune von umgebendem Plasma sehr wohl verdeckt werden können. Da nun die ganzen Stäbchen der Verdickungsschicht in einer Reihe von Fällen, sobald sie einige Grösse erreicht hatten, Cellulosereaction zeigten, so ist es sehr wahrscheinlich, dass auch die Körnchen, aus welchen die Stäbchen hervorgingen, aus Cellulose bestanden, eine Annahme, welche noch durch das Verhalten der Körnchen gegen Kupferoxydammoniak gestützt wird. In manchen Fällen besassen die Verdickungen schon in jugendlichem Zustande ausserhalb der mit Chlorzinkjod sich blau färbenden Schicht eine äussere, körnige Schicht, welche sich in Chlorzinkjod bräunte. Letztere ist an älteren Verdickungen oft von erheblicher Mächtigkeit, pflegt jedoch an der Spitze des Schlauches zu fehlen. Bezüglich der Entstehung dieser Schicht können verschiedene Möglichkeiten in Frage kommen. So wäre es möglich, dass die Schicht aus einer Celluloseschicht nachträglich entstanden wäre, oder dass sie ursprünglich vorhanden und nachträglich im inneren Theil in Cellulose übergeführt oder durch Cellulose überlagert worden wäre. Endlich wäre es denkbar, dass ursprünglich eine Schicht von Cellulosestäbchen der Primärmembran anlag, und dass dann nachträglich Plasma, zwischen den Stäbchen vordringend, sich zwischen die Stäbchenschicht und die Primärmembran einlagerte, hier die mit Chlorzinkjod sich bräunende Schicht bildend. Das eingedrungene Protoplasma müsste dann allerdings Veränderungen erleiden, da die Reactionen der fraglichen Verdickungschicht von denjenigen des Zellprotoplasmas abweichen. Beobachtungen, welche das Eindringen von Plasma in der angedeuteten Weise wahrscheinlich machen würden, liegen indessen nicht vor. Zu Gunsten der Annahme, dass die mit Chlorzinkjod braun werdende Schicht ursprünglich als solche vorhanden war und erst nachträglich durch Schichten mit Cellulose-Reaction überlagert wurde, lässt sich die Thatsache anführen, dass in Schläuchen mit beginnender Wandverdickung mehrfach auf Zusatz von Chlorzinkjod an der Primärmembran braun gefärbte Schichten haften blieben, als das Plasma sich contrahirte. Es wäre ja möglich, dass die braunen Schichten keine Cellulosekörnchen enthielten, und dass, wenn die betreffenden

Schläuche sich weiter entwickelt hätten, sich an Stelle dieser Schichten keine der Primärmembran angelagerte Stäbchenschichten mit Cellulose-Reaction gebildet haben würden, sondern dass die „braunen“ Schichten, ohne wahrnehmbare Veränderungen zu erleiden, von einer Cellulosestäbchenschicht überlagert worden wären. Indessen müsste man dann zu der Annahme eines erheblichen Dickenwachsthums der mit Chlorzinkjod braun werdenden Schichten nach ihrer Ueberlagerung durch Cellulose greifen, da die schon von Cellulose überlagerten Schichten in jugendlichen Verdickungen niemals die Mächtigkeit zeigen wie in älteren. Am ungezwungensten lässt sich mit den Beobachtungen am lebenden Object die Annahme vereinigen, dass die sich bräunenden Schichten aus Celluloseschichten hervorgegangen sind. Man sieht an lebenden Schläuchen in bestimmten Stadien der Verdickung homogene Stäbchen, welche später an ihrer Basis in eine granulirte Schicht übergehen können. Solche im frischen Zustande granulirt aussehende Partien färbten sich in darauf hin geprüften Fällen nach Zusatz von Chlorzinkjod braun. Wo sich die granulirten Schichten befinden, erblickte man in früheren Stadien der Entwickelung die basalen Theile homogener Stäbchen, als deren Umwandlungsproducte die granulirten Partien aufgefasst werden können. An Schläuchen, welche derselben Cultur entstammten, konnte sodann constatirt werden, dass jüngere, aus Stäbchen gebildete Verdickungschichten sich in toto mit Chlorzinkjod blau färbten, während in älteren Verdickungen die äussere, sich bräunende Schicht vorhanden war. Für die Annahme der nachträglichen Entstehung der in Rede stehenden Schichten aus Celluloseschichten spricht auch das Verhalten der Primärmembran. Letztere färbt sich vor Bildung der Verdickungsschichten mit Chlorzinkjod blau, nach Ausbildung derselben meist braun. Ist aber der Zustand der Primärmembran, wie er nach Anlagerung der Verdickung vorliegt, durch Umwandlung einer Membran, welche Cellulosereaction besass, entstanden, so liegt es unter gleichzeitiger Berücksichtigung der übrigen in Betracht kommenden Verhältnisse nahe, anzunehmen, dass die der Primärmembran unmittelbar benachbarten, hier in Rede stehenden Schichten der Verdickung ihr Verhalten gegen Reagentien einer entsprechenden Umwandlung von Schichten verdanken, welche ursprünglich Cellulosereaction besassen. Worin die Umwandlung

der Primärmembran besteht, liess sich nicht entscheiden. Eine Verholzung lag nicht vor. Krabbe[1]) führt das Ausbleiben der Cellulose-Reaction in bestimmten Theilen der Zellwand von Bastzellen bei Linum usitatissimum, welche in jüngeren Stadien mit Chlorzinkjod Cellulosereaction zeigten, auf nachträgliche Einlagerung von Eiweissstoffen zurück. Möglich ist es, dass dergleichen auch in unserem Falle vorliegt, wenngleich das Verhalten der Membranen gegen Millon's Reagens nicht dafür spricht. Weder die Primärmembran, noch die sich mit Chlorzinkjod bräunenden Schichten der Verdickung färben sich in dem Reagens deutlich roth, nur zuweilen nehmen sie einen schwach röthlichen Farbenton an.

Insoweit über die Neubildung der Membran bei der Zelltheilung von Chara foetida sicheres zu ermitteln war, stimmt dieselbe mit dem überein, was hinsichtlich der Membranneubildung bei der Entstehung der Verdickungsschicht beobachtet wurde. Die Anlage der Scheidewand zwischen zwei Schwesterzellen zeigt in einem bestimmten Stadium im lebenden Zustande einen Stäbchenbau[2]), wie ihn auch die junge Verdickungsschicht im Leben erkennen lässt. Die chemische Beschaffenheit der Stäbchen in der Scheidewandanlage konnte nicht festgestellt werden.

Wachsthum der Zellhaut. a) Dickenwachsthum: Die starke Verdickung der Membran von Rhizoidspitzen isolirter Knoten kann erstens eingeleitet werden durch die Neubildung einer Verdickungschicht, wobei in dem der Membran benachbarten Plasma kleine Cellulosestäbchen auftreten, welche sich zu einer neuen, der alten Membran angelagerten Schicht vereinigen, ähnlich wie bei der Zelltheilung sich

---

1) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Pringsheim's Jahrb. XVIII, 3. p. 420.

2) Die grösseren, länglichen, blassen Körper, welche ich in der Zellplatte von Chara fand (vergl. E. Zacharias: Ueber Kern- und Zelltheilung. Bot. Ztg. 1888, p. 55) scheinen mir nur am Rande der sich vergrössernden Zellplatte vorzukommen. Sie entsprechen vielleicht dem Ringe verkürzter Verbindungsfäden, welcher nach Went (Berichte der deutschen bot. Ges. 1887, Bd. V, Heft 7) und Strasburger (Ueber Kern- und Zelltheilung, Jena 1888, p. 164) den Rand der wachsenden Zellplatte umgiebt. Dass die Gebilde, welche den Ring zusammensetzen, zu den Verbindungsfäden in Beziehung stehen, erscheint mir übrigens nach den vorhandenen Angaben und eigenen Untersuchungen nicht sicher. Weitere Untersuchungen sind zur Aufklärung der bezüglichen Verhältnisse erwünscht.

eine neue Membran unabhängig von schon vorhandenen Membranen bildet; oder zweitens unabhängig von jeglicher Neubildung erfolgen. Der zweite Fall ist der seltenere. Die Membran wird dicker, ohne dass im lebenden Zustande von der Anlage einer Neubildung etwas sichtbar wird. Auch durch Reagentien lässt sich dann keine innerste Lamelle an der wachsenden Zellhaut nachweisen, welche sich von den übrigen Theilen der Membran unterscheidet. Hier wird man annehmen müssen, dass die Cellulosetheilchen anstatt zu gesonderten Stäbchen zusammenzutreten, sich direct der vorhandenen Membran an- oder einlagern. Wird die Verdickung durch Neubildung eingeleitet, so zeigt dann diese letztere nun wieder ein ausgiebiges Dickenwachsthum, ohne dass dabei im lebenden Zustande vom Stattfinden abermaliger Neubildungen etwas zu sehen wäre. Auch durch Reagentien gelingt es nicht, innere Lamellen von der wachsenden Verdickungschicht abzuheben oder an der Innengrenze derselben Theile zu erkennen, die ein von den übrigen Theilen der Verdickung abweichendes Verhalten wahrnehmen lassen. Es entspricht somit unseren gegenwärtigen Kenntnissen, zu sagen: Die als Neubildung angelegte Verdickungsschicht wächst in die Dicke entweder durch Intussusception, oder dadurch, dass sich derselben successive kleinste Theilchen von Cellulose anlagern.

b) Flächenwachsthum: Hinsichtlich der Frage, ob sich an dem Flächenwachsthum Intussusceptionsvorgänge betheiligen, oder ob dasselbe lediglich durch Dehnung zu Stande kommt, ergab die Beobachtung von Rhizoidspitzen isolirter Knoten keine Aufschlüsse. Das beobachtete Vorkommen von Sprengungen äusserer Membranschichten ist hier selbstverständlich nicht entscheidend.

An normalen, kräftig wachsenden Rhizoiden ist unmittelbar nach der Isolirung ihrer Tragknoten das Vorhandensein von Anlagen neuer innerer Membranlamellen niemals nachgewiesen worden. Ebenso wenig war hier (einen unsicheren Fall abgerechnet) von Sprengungen äusserer Membranschichten etwas zu erkennen. Daraus, dass unter bestimmten Verhältnissen Neubildung innerer und Sprengung äusserer Membranschichten vorkommt, kann man selbstverständlich nicht auf ein Stattfinden dieser Processe im normalen Zustande schliessen und annehmen, dieselben entzögen sich hier nur der Beobachtung. Erfolgen besagte Vorgänge aber im normalen Zustande nicht, so würde

sich das Membranwachsthum der normalen Rhizoiden, deren Tragknoten sich im Zusammenhange mit der ganzen Pflanze befinden, am ungezwungensten durch die Annahme von Intussusceptionsvorgängen, oder von einer Combination der letzteren mit Appositionsvorgängen (successive Anlagerung kleinster Cellulosetheilchen) erklären lassen.

Eine ausführliche Zusammenstellung und Besprechung der einschlägigen Litteratur kann hier unterbleiben, da beides in den Arbeiten der letzten Jahre über den vorliegenden Gegenstand zu finden ist. Nur möge hier noch erörtert werden, inwiefern die Ansichten über Entstehung und Wachsthum der Zellhaut, wie sie neuerdings namentlich von Strasburger vertheidigt worden sind, mit den bei Chara beobachteten Thatsachen sich vereinigen lassen, da es bei dem gegenwärtigen Stande der Lehre von der Zellhaut von Wichtigkeit ist, an der Hand von Einzeluntersuchungen zu prüfen, ob diesen Anschauungen eine allgemeine, oder überhaupt irgend welche Berechtigung für besondere Fälle zukommt. Hinsichtlich der Entstehung der Zellhaut meint Strasburger[1]) im Anschluss an Schmitz[2]), dass bei dem Dickenwachsthum derselben neue Lamellen durch directe Umwandlung des mikrosomenhaltigen Plasmas in Cellulose entstehen. Diese Meinung fusst zunächst auf Beobachtungen, über welche Schmitz folgendermaassen berichtet: „In Zellen, welche zuletzt leer sind, wird der Protoplasmakörper allmählich zu einem dünnen, wandständigen Schlauche, der immer mehr sich verdichtet, immer schwieriger durch contrahirende Reagentien von der Zellwand sich ablösen lässt und zuletzt als innerste Verdickungsschicht der Zellwand selbst fest anhaftet. Die gleiche Entstehung der Zellmembran zeigen ferner solche Zellen, welche an der Aussenfläche ihres Protoplasmakörpers wiederholt Membranlamellen ausbilden. Hier bildet sich die äusserste Schicht des Protoplasmakörpers allmählich zu einer immer dichteren Schicht aus, die zunächst noch fest mit dem übrigen Protoplasmakörper verbunden ist;

1) Zellhäute p. 175 und a. a. O.

2) Sitzungsberichte der niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1880, p. 251. Sitzung am 6. December.



allmählich aber gelingt es immer leichter, diese verdichtete Hautschicht von dem contrahirten Protoplasmakörper abzulösen und schliesslich haftet dieselbe als innere Verdickungsschicht an der bisherigen Zellwand fest an." Entsprechende Beobachtungen werden von Strasburger mitgetheilt. Dass diese Beobachtungen sich auch in anderer Weise interpretiren lassen, als es durch Strasburger geschehen ist, hat namentlich Noll[1]) in treffender Weise gezeigt[2]).

Würde man aber die Ausdrucksweise, in welche Strasburger seine Ansicht von der Entstehung neuer Zellhautlamellen gekleidet hat, auf die Vorgänge bei Chara anwenden, so würde man den beobachteten Thatsachen nicht gerecht werden.

Nach Strasburger sollen sich mit Mikrosomen beladene Hautschichten in Celluloselamellen umwandeln. Die Mikrosomen reagiren auf Eiweiss (l. c. p. 8, 102) und sind aus dem sonstigen Plasma in die Hautschicht eingerückt, wenn diese sich zur Membranbildung anschickt (l. c. p. 236). Sowohl die Mikrosomen als auch das dazwischen befindliche Protoplasma verwandeln sich in Cellulose. Wollte man die bei Chara beobachteten Thatsachen in derselben Weise interpretiren, wie es von Strasburger für die von ihm an anderen Objecten gewonnenen Beobachtungen geschehen ist, so müsste man annehmen, dass die bei Chara als erste Anlage der Verdickungs-

---

1) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Würzburg 1887, p. 141.

2) Auch die Beobachtungen, welche Strasburger in seiner letzten Publication (Ueber Kern- und Zelltheilung, Jena 1888) hinsichtlich der Scheidewandbildung bei der Zelltheilung mittheilt, gestatten eine von der durch Strasburger gegebenen abweichende Deutung. Insbesondere beweisen die Reactionen, welche Strasburger mittheilt, nicht, dass seine „Dermatosomen" aus Eiweissstoffen bestehen und sich später in Cellulose verwandeln. Weitere Untersuchungen sind hier nothwendig. Dabei würde es sich übrigens im Interesse besserer Verständigung empfehlen, Ausdrücke wie Mikrosomen, Dermatosomen für in der Zelle vorkommende kleine Körperchen zu vermeiden. Ist die chemische Beschaffenheit der Körperchen, von welchen geredet werden soll, bekannt, so genügt die Bezeichnung: Cellulosekörperchen, -Körnchen, -Stäbchen, Eiweisskörnchen etc.; ist sie nicht bekannt, die einfache Benennung: Körnchen, Stäbchen etc. Durch derartige Worte verständigt man sich besser und bequemer, als durch Ausdrücke wie „Mikrosomen", „Dermatosomen", welche stets erst noch einer besonderen Erklärung bedürfen, wie man dieselben verstanden wissen will, da verschiedene Autoren sie in verschiedenem Sinne gebraucht haben (vergl. E. Zacharias, Kern- und Zelltheilung, Bot. Ztg. 1888, p. 54).

schicht auftretenden Körnchen aus Eiweissstoffen bestehen und sich kurze Zeit nach ihrem Auftreten an der Innengrenze der vorhandenen Rhizoidmembranen in Cellulose umwandeln, desgleichen sodann das zwischen den Körnchen befindliche Plasma. Bei Chara ist nun aber die Eiweissnatur der Körnchen nicht festgestellt, sie wachsen zu Stäbchen heran, welche Cellulosereaction zeigen und zunächst durch Plasmafortsätze von einander getrennt werden. Die Art des Wachsthums der Stäbchen macht es sodann wahrscheinlich, dass schon die Körnchen aus Cellulose bestehen. Den beobachteten Thatsachen entspricht nämlich die Annahme, dass die Stäbchen durch Ein- oder Anlagerung kleinster Cellulosetheilchen wachsen, welche aus dem umgebenden Plasma herrühren.

Durchaus unwahrscheinlich erscheint nun die Annahme, dass zuerst ein Eiweisskörnchen vorhanden ist, welches sich plötzlich in Cellulose verwandelt, um dann in der soeben geschilderten Weise zu wachsen; während die Annahme, dass in das periphere Plasma eingewanderte oder dort entstandene Cellulosetheilchen zunächst zu einem kleinen Körnchen zusammentraten, welches sich dann durch weiteres Hinzutreten von Cellulosetheilchen vergrössert, den Beobachtungen Rechnung trägt. Auch die Vermuthung, dass die Körnchen (aus Kohlehydrat bestehend) an irgend welchen von der Peripherie des Plasmas entfernteren Orten entstanden sind, und nachträglich in die Peripherie einrückten, um hier weiter zu wachsen, würde den bisher bekannt gewordenen Thatsachen nicht widersprechen.

Hinsichtlich der Dickenzunahme der Membranen ist neuerdings von verschiedenen Seiten nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht worden, dass dieselbe in einer grösseren Anzahl von Fällen mit der Anlagerung neuer Lamellen verbunden ist[1]). Hierdurch hielt namentlich Strasburger (Zellhäute p. 178) die Lehre vom Dickenwachsthum der Zellhaut durch Intussusception für beseitigt. Krabbe macht jedoch (l. c. p. 351) mit Recht darauf aufmerksam, dass die Intussusceptionslehre durch den Nachweis des Vorkommens von Membran-Neubildungen bei der Dickenzunahme der Zellhaut zunächst gar nicht berührt wird. Bei einem Wachsthum durch Intussusception

1) Vergl. namentlich die Arbeiten von Strasburger, Klebs, Noll, Krabbe.

würden kleinste Theilchen der vorhandenen Membran eingelagert, bei demjenigen durch Apposition derselben successive angelagert werden. Eine Verdickung der Zellhaut durch Anlagerung von Neubildungen ist ein Vorgang, der vom Intussusceptionswachsthum ebenso wie vom Appositionswachsthum (im obigen Sinne) verschieden ist und an und für sich keinen von beiden Vorgängen ausschliesst. Soll entschieden werden, ob das Vorkommen von Wachsthum durch Intussusception oder Apposition oder durch eine Combination beider Vorgänge möglich ist, so muss zunächst festgestellt werden, ob ein Dickenwachsthum der neugebildeten Lamelle statthat. Sodann ergiebt sich die Frage: wie erfolgt dieses Wachsthum? Was sich in Betreff dieser Fragen, sowie hinsichtlich des Flächenwachsthums aus den vorliegenden Untersuchungen an Chara ergiebt, ist aus den Ausführungen auf S. 127 zu ersehen.

Figuren-Erklärung.

Tafel VII—IX.

Die Figuren 3, 7, 8, 12, 17, 19 sind Skizzen aus freier Hand. Die übrigen wurden unter Benutzung des Zeichenapparates nach Abbé entworfen. Fig. 10 mit Objectiv III; Fig. 1, 6, 9, 11 mit Objectiv V; Fig. 13, 16, 18, 22, 23 mit Objectiv VII (Wasserimmersion); Fig. 2, 4, 5, 14, 15, 20, 21 mit Objectiv $^1/_{12}$ (homogene Immersion); sämmtliche Figuren mit Ocular I von Seibert; Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 11, 20 stellen Rhizoidspitzen im lebenden Zustande dar; Fig. 6, 13, 14, 15, 16 nach der Behandlung mit Millon's Reagens; Fig. 8, 12, 17, 18, 19, 21, 22, 23 nach der Behandlung mit Chlorzinkjod.

Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox.

Von

Ludwig Klein.

Hierzu Tafel X—XII.

Einleitung.

Die Gattung Volvox ist so oft und so gründlich untersucht worden, dass man sich zunächst quasi entschuldigen muss, wenn man heutzutage mit einer grösseren Abhandlung darüber vor das wissenschaftliche Publikum tritt; zum mindesten ist eine plausible Erklärung dafür beizubringen, wie man denn eigentlich an dieses sattsam behandelte Thema gerathen ist. Reicht doch die erste und für die damalige Zeit mustergültige Beschreibung dieses hochinteressanten Organismus durch Leeuwenhoek[1]) nahezu 200 Jahre zurück (1699).

Und doch wird Volvox vermöge seiner Eigenartigkeit für alle Zeiten der hohe Reiz gewahrt bleiben, den er auf seinen Entdecker ausübte, und jeden Botaniker oder Zoologen, der Gelegenheit hat, ihn zum ersten Male lebend zu beobachten, werden die eleganten Bewegungen dieser Colonien mit weitgehender Arbeitstheilung entzücken.

So oft nun auch Volvox Gegenstand der Untersuchung war[2]),

---

1) Leeuwenhoek, Epistolae ad soc. reg. anglic. seu continuatio mir. Arcanorum naturae detectorum. Opera omnia vol. III, epist. 122, p. 147 ff.

2) Die ältere Volvoxlitteratur findet sich sehr vollständig bei Ehrenberg, die neuere bei Bütschli zusammengestellt, wesshalb hier von einer nochmaligen vollständigen Aufzählung Abstand genommen wurde.

wirklich vollständige Arbeiten besitzen wir trotzdem nur zwei, die von Cohn[1]) über Volvox globator und die von Stein[2]) über Volvox minor, alle anderen Untersuchungen tragen mehr oder weniger fragmentarischen Charakter.

In Folge dieser zahlreichen Arbeiten gehört Volvox zu den bestbekannten Algen, wie überall zu lesen ist. Ein derartiges Epitheton ornans ist jedoch für den Fortschritt der Wissenschaft von sehr zweifelhaftem Werthe; es ist gewissermaassen eine Warnungstafel, die besagt, dass da nicht mehr viel zu holen sei. Gelegentlich stellt sich dann bei einer durch irgend einen Zufall veranlassten eingehenden Nachuntersuchung heraus, dass unsere Kenntnisse solch einer „bestbekannten" Pflanze selbst in ganz fundamentalen Punkten doch noch recht lückenhafte oder irrige waren. So ist es z. B. im vorliegenden Falle, und dass es solange so geblieben ist, lässt sich nur dadurch erklären, dass Volvox allgemein für eine in jeder Hinsicht genau bekannte Pflanze gilt.

Vor drei Jahren trat in einem Wasserbassin des alten zoologischen Institutes der hiesigen Universität ein Volvox in grosser Menge auf. Das Interesse, dass ich dieser Pflanze entgegenbrachte, die ich hier zum ersten Male lebend sah, war zunächst nur ein allgemeines. Ich sah mir das Ding an, wie man ein interessantes, im übrigen aber durchaus wohlbekanntes Gewächs betrachtet, und demonstrirte es im Colleg und Practicum in diesem und den beiden folgenden Sommern. Dabei stellten sich allmählich eine Reihe von

---

1) Cohn, Die Entwickelungsgeschichte der Gattung Volvox, Festschrift zu Göppert's fünzigjährigem Doctorjubiläum, Breslau 1875; mit einigen Abänderungen und Weglassung der historischen Einleitung abgedruckt in Cohn's „Beiträge zur Biologie der Pflanzen", Bd. I, Heft III, p. 93 ff.; vergl. auch den Aufsatz dieses Autors „Observations sur les Volvocinées et spécialement sur l'organisation et la propagation du Volvox globator" in den Annales des sciences naturelles. Botanique, 1857, p. 323—332, bez. die unter dem Titel „Beobachtung über den Bau und die Fortpflanzung von Volvox globator" erschienene Uebersetzung in dem 34. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur, Breslau 1856, p. 77—83

2) F. v. Stein, Der Organismus der Infusionsthiere, III. Abtheilung: Der Organismus der Flagellaten, 1. Hälfte, 1878, p. 123 ff.; vergl. auch Stein: Infusionsthiere, auf ihre Entwickelungsgeschichte untersucht, 1854, p. 46. Bei Cohn, Stein und Bütschli erfährt das Thema ausserdem eine sehr eingehende historische Behandlung.

Abweichungen heraus von der von mir damals allein zu Rathe gezogenen Kirchner'schen Beschreibung von Volvox minor Stein (= Volvox aureus Ehrenbg.), als welchen ich die Pflanze ursprünglich bestimmt hatte, Abweichungen namentlich bezüglich der Zellenzahl, Zellgrösse, Grösse der erwachsenen Colonien sowohl, wie der noch im Mutterleibe eingeschlossenen Tochtercolonien, die mir zuerst die Vermuthung nahe legten, ich hätte es möglicher Weise hier mit einer neuen, noch unbeschriebenen Art zu thun. Als ich dann im vorigen Sommer dieser Frage nähertreten wollte, war Volvox an seinem ursprünglichen Fundorte plötzlich verschwunden und ist seitdem dort auch nicht wieder aufgetreten, wie denn solch plötzliches Verschwinden ein bekannte unangenehme Eigenschaft dieser Pflanze ist, worauf später noch mit ein paar Worten eingegangen werden soll.

---

1. Abschnitt.

Vorkommen und Verhalten im Freien.

Im Frühjahr 1888 fand ich beide Volvoxarten an einer Reihe verschiedener Fundorte bei Freiburg i. B.: in Sümpfen der Rheinebene (sog. Hanflöchern) und in stagnirenden Altwassern des Rheines bei Altbreisach. An verschiedenen dieser Fundorte kam jeweils nur eine Art, völlig rein und in grosser Menge, vor, und absichtlich angelegte Culturen in den Wasserbassins des hiesigen neuen zoologischen Instituts erhielten sich bis in den November, so dass mir ein ausgezeichnetes Untersuchungsmaterial zu Gebote stand. In den höher gelegenen Sümpfen und Torfwässern des Schwarzwaldes (900—1300 M.) dagegen, die ich in diesem Sommer ziemlich eingehend algologisch untersuchte, habe ich niemals einen Volvox angetroffen.

Die Natur der Fundorte, speciell die in den Tümpeln vorkommende Fauna und Flora scheinen von bedeutendem Einfluss auf das mehr oder weniger günstige Gedeihen der Volvoxfamilien zu sein. Die bezüglichen Beobachtungen wurden zwar nur gelegentlich und nur sehr unvollständig gemacht, indess deutet eine Reihe von auffallenden Verschiedenheiten im natürlichen Auftreten und Verhalten auf einen derartigen Zusammenhang hin. In der Litteratur

finde ich überall angegeben, dass sich Volvox mit Vorliebe zwischen Lemna fände. Nach meinen Erfahrungen kann ich dies nicht bestätigen. Volvox ist eine viel zu lichtbedürftige Pflanze, um zwischen und unter einer dichten Lemnadecke günstig gedeihen zu können. Nur so lange, als die Lemnapflänzchen im ersten Frühjahr noch in spärlicher Anzahl auf dem Wasser herumschwimmen, tritt Volvox in erheblicher Menge in einem solchen Tümpel auf, um dann in dem Maasse, in welchem Lemna sich ausbreitet, zurückzugehen. Die üppigste Entwickelung fand ich dagegen in lemnafreien Tümpeln mit Sumpfmoosen, Vaucherien, Conferven, Callitriche, Alisma, auch zwischen Equisetum limosum und Utricularia und Chara. An den meisten dieser Fundorte verschwand Volvox im Hochsommer, nur in den Altwassern des Rheins erhielt sich V. globator bis Ende October. Die Massenhaftigkeit des Vorkommens war ausserdem sehr vom Wetter beeinflusst. Warme, sonnige Tage begünstigten die Entwickelung ungemein, längere Zeit andauerndes Regenwetter brachte Volvox in kurzer Zeit fast bis zum völligen Verschwinden. Kommen in letzterem Fall noch volvoxfressende Thiere hinzu, so kann das Vernichtungswerk leicht ein völliges werden, da nicht nur die beweglichen Colonien, sondern auch die reifen Oosporen gefressen und durch Zerquetschen zerstört werden, wie ich bei Zimmercultur vielfach zu beobachten Gelegenheit hatte, in denen meine reifen Oosporen in bedenklicher Weise durch kleine Crustaceen decimirt wurden und nur die, wie bei der Keimung im Frühjahr, zersprengten Sporenhäute übrig blieben. Kriechen in einem Volvoxtümpel Kaulquappen aus, so machen diese, in erster Zeit bekanntlich ausschliesslich von Pflanzennahrung lebenden Thiere der Volvoxherrlichkeit in kürzester Zeit ein Ende, mögen vorher auch noch so viele dagewesen sein. In den Wasserbassins des alten zoologischen Instituts, in denen Volvox drei Sommer hinter einander ausgehalten hatte, gelang es mir diesen Sommer, trotz mehrfacher Anpflanzungsversuche mit reichlichstem Material nicht mehr, Volvox anzusiedeln; hier waren es wahrscheinlichster Weise die seit dem Abzuge der Zoologen nicht mehr decimirten grossen Sumpfschnecken, die sich ausserordentlich vermehrt hatten, welche den Volvox hier nicht mehr aufkommen liessen, wie sie denn auch mit der ganzen übrigen, ehemals sehr reichen Algenflora dieser Tümpel auf's Gründlichste aufräumten.

Im neuen zoologischen Institut gedieh Volvox in drei der vier vorhandenen Bassins ganz gut, am besten Volvox globator in einem Bassin, in welchem nur Fadenalgen, abwechselnd Conferva, Mesocarpus und Oedogonien auftraten und welches nur wenige Wasserthiere beherbergte. Im vierten Bassin gedieh Volvox nur im Frühjahre, so lange Elodea, die hier angepflanzt war, noch klein war. Mit dem zunehmenden Wachsthum derselben verschwand er und es gelang auch nicht mehr, ihn von neuem anzupflanzen. Auch verschwand Volvox im November in zwei dieser Bassins nahezu völlig, nur im dritten war Volvox globator Ende November noch ziemlich reichlich vorhanden, während Volvox aureus, der im Sommer und Herbst hier viel zahlreicher vorkam, ausserordentlich zurückgegangen war.

Ebenso scheint auch die Geschlechtsthätigkeit von localen Einflüssen sehr abhängig zu sein. Im alten zoologischen Institut fructifizirte Volvox aureus nur im Frühjahr und trat dann den ganzen Sommer hindurch zwar reichlich, aber nur in sterilen Familien mit Parthenogonidien auf. Nur einmal wurden beide Arten im October hier fructifizirend gefunden. In diesem Jahre dagegen fructifizirte Volvox aureus im neuen botanischen Institut vom Frühjahr bis in den späten Herbst ununterbrochen und stets sehr reichlich, während der hier ausserordentlich üppig entwickelte Volvox globator bis Anfang November vollkommen steril blieb, dann aber nochmals fructifizirte. In Breisach endlich war im Frühling und Frühsommer reichliche Fructification bei Volvox globator zu bemerken, im October aber nur noch vegetative Colonien.

Diese Beobachtungen sind, wie gesagt, leider noch sehr unvollkommen und lückenhaft, ich wollte aber doch das wenige, was ich darüber mittheilen konnte, nicht unterdrücken, weil diese Fragen, wie es scheint, bisher noch gar keine Beachtung fanden.

---

2. Abschnitt.

Bestimmung des Untersuchungsmaterials.

Ich erwähnte oben, dass ich anfänglich eine neue Volvoxart gefunden zu haben glaubte. Als ich Stein's Flagellatenwerk nachsehen konnte und gefunden hatte, dass in Wirklichkeit Volvox minor

Stein vorlag, waren meine Untersuchungen schon so weit vorgeschritten, dass ich die Resultate dieses verdienstvollen Forschers der Hauptsache nach bestätigen konnte, wobei es mir von besonderem Werthe war, dass meine Beobachtungen ohne vorherige Kenntniss der Stein'schen Arbeit angestellt waren. Es lag dann der Gedanke nahe, dass Kirchner[1]) in seinem „proterogynen" Volvox minor Stein eine von der, von Stein selbst beschriebenen Form erheblich abweichende und darum wahrscheinlich neue Art vor sich gehabt hätte, doch auch diese in Gedanken schon Volvox Kirchneri getaufte Art erhielt bezüglich ihrer Selbständigkeit einen bedeutenden Stoss, als ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Kirchner Gelegenheit hatte, seine Präparate von keimenden Oosporen zu untersuchen — andere Präparate hat Kirchner seiner Zeit leider nicht angefertigt —, wobei ich fand, dass die für die Artunterscheidung so wichtigen Oosporen bezüglich ihrer Gestalt, ihres Baues und ihrer Grössenverhältnisse völlig mit denen der von mir gefundenen, auf Stein's Beschreibung passenden Volvox-Exemplare übereinstimmten. Die wirkliche Identität mit dem echten Volvox minor Stein stellte sich bei fortgesetzten Beobachtungen in diesem Sommer denn auch schiesslich heraus.

---

3. Abschnitt.

Kritisches zur Terminologie.

Ich habe, der citirten Schriften halber, immer von Volvox minor Stein gesprochen, ein Name, der aufzugeben ist zu Gunsten des Ehrenberg'schen[2]) Volvox aureus, dessen Zugehörigkeit zu seinem Volvox minor, als weibliche Colonie, auch von Stein anerkannt wird, und sicher mit Recht, obwohl Stein (l. c. p. 107) die Identität beider für nicht ganz zweifellos hält.

Das Verdienst, die etwas verwickelten Synonymieverhältnisse

1) O. Kirchner, Zur Entwickelungsgeschichte von Volvox minor (Stein). Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. III, Heft 1, 1879, p. 95 ff.

2) Ehrenberg, Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen, Berlin und Leipzig 1838, p. 71, Taf. IV, Fig. 2. (Vergl. auch Ehrenberg, Ueber die Entwickelung und Lebensdauer der Infusionsthiere. Abhandl. der Berliner Acad., 1831, p. 1—154.)

beider Volvoxarten klar auseinandergesetzt und dem Volvox aureus zu seinem Rechte verholfen zu haben, gebührt Drude[1]). Cohn, der bekanntlich (l. c. p. 110) für Volvox globator Ehr. den Namen V. monoicus, für Volvox minor Stein den Namen V. dioicus vorschlug, ist geneigt, beide Formen einstweilen als Subspecies des alten Linné'schen Volvox globator aufzufassen, „weil zur Sicherstellung der beiden meist gleichzeitig unter einander vorkommenden Formen als specifisch getrennte Arten noch weitere Beobachtung erforderlich scheint". Diese Beobachtungen habe ich gemacht und sowohl Volvox globator wie Volvox aureus vollkommen rein vom ersten Frühjahr bis in den späten Herbst an getrennten Localitäten beobachtet und durchaus constant in ihren Artmerkmalen gefunden. Die Artcharakterisirung am Schlusse meiner Arbeit wird zeigen, dass wir hier zwei Arten vor uns haben, so scharf charakterisirt, wie nur irgend welche, da beide, abgesehen vom allgemeinen Bau und Habitus, fast in keinem einzigen specifischen Merkmale übereinstimmen.

„Man könnte zweifelhaft sein," schreibt Drude (l. c. p. 63), „ob Linné unter Volvox globator die grössere oder kleinere Art oder beide verstanden habe, aber Ehrenberg hat den Namen aufgenommen und durch die ausführlichste Beschreibung und Abbildung begründet; ihn möchte man als eigentlichen Autor des festbegründeten Volvox globator ansehen." Linné's Volvox globator ist zweifellos eine Collectivspecies. So scharf und so genau die Linné'schen Diagnosen bei den höheren Repräsentanten des Thier- und Pflanzenreiches sind, so schlecht und unzulänglich sind sie bei seiner bekannten Abneigung gegen mikroskopische Studien bei all denjenigen Formen, deren Bau nur durch das Mikroskop sicher zu erkennen ist. So finden wir denn auch unseren Volvox hier in sehr zweifelhafter Verwandtschaft: bei zwei Akalephen und der Polypenlaus. Im Uebrigen stimme ich Drude vollkommen bei, obwohl Ehrenberg, wie später gezeigt werden soll, die vegetativen Colonien beider Arten nicht aus einander hält und obwohl meiner Ansicht nach die Abbildung bei Rösel[2]), auf dessen Beschreibung und Ab-

1) Drude, Bau und Entwickelung der Kugelalge Volvox, Sitzungsber. und Abhandl. der naturw. Ges. Isis in Dresden, 1882, p. 60—67.

2) A. J. Rösel, Insectenbelustigung, 3. Theil, 1755, p. 617 und Suppl. Tafel 101, Fig. 1—3.

bildung hin, wie Ehrenberg[1]) angiebt, Linné seinen Volvox globator gründete, unzweifelhaft unseren heutigen Volvox aureus vorstellt (der geringen Zahl der Einzelzellen und Parthenogonidien halber, sowie wegen der kreisrunden, ziemlich entfernt stehenden Einzelzellen; Rösel ist ein viel zu genauer und gewissenhafter Beobachter, als dass ich an der Zuverlässigkeit seiner Zeichnung zweifeln möchte); auch die Beschreibung lässt erkennen, dass Rösel selbst nur Volvox aureus vor sich gehabt hat, während Baker[2]), dessen Beschreibung des „Kugelthieres“ er seiner eigenen voranstellt, offenbar beide Arten gesehen hat: „An einigen (Kugeln) scheinet die Oberfläche des ganzen Körpers, als ob sie über und über mit Punkten bezeichnet wäre, an andern aber, als ob sie wie Chagrin gekörnet seye.“ Dagegen hat der erste Entdecker der Volvoxpflanze, Leeuwenhoek, ebenso unzweifelhaft unseren Volvox globator beobachtet, denn er gibt an, die Oberfläche sei mit dreieckigen hervorragenden Theilchen (unseren Einzelzellen) bestreut gewesen. Auf einem grössten Kreis zählte Leeuwenhoek 80 solcher Einzelzellen und berechnete ihre Gesammtzahl für die ganze Kugel richtig auf ca. 2000, eine Zahl, die bei Volvox aureus nur ausnahmsweise und nur bei besonders grossen Colonien erreicht wird, für V. globator allerdings an der unteren Grenze steht.

Es liegt bei der ausgedehnten Volvoxlitteratur in der Natur der Sache, dass eine neue Untersuchung bei den meisten Punkten nur eine kritische Nachlese bringen und unsere bisherigen Anschauungen nur in den einzelnen Details mehr oder weniger berichtigen kann. Eine solche kritische Sichtung der sich auf Schritt und Tritt widersprechenden Detailangaben in der Litteratur ist aber dringend nothwendig.

Das wesentlichste Resultat, die Constatirung der eigenthümlichen Geschlechtervertheilung und der damit zusammenhängenden Fructificationsverhältnisse, ist der vom herkömmlichen Schema abweichen-

1) Ehrenberg, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen, 1838, p. 69.

2) Baker, Nutz und Gebrauch des Mikroskopes, 1745; das Kugelthier, p. 418, Taf. XII, Fig. 27, citirt nach Rösel, p. 617.

den Untersuchungsweise zu verdanken: Eine Alge gilt heutzutage für genau bekannt, wenn man ihren Bau, ihre Entwickelungsgeschichte und ihre Lebensweise von der Keimung bis zur Sporenreife erforscht hat, und in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle gewiss mit Recht. Liegen aber so widersprechende Angaben wie die von Kirchner und Stein vor, dann lohnt es sich wohl auch, einen derartigen merkwürdigen Organismus etwas länger zu beobachten, nicht blos eine Generation, sondern die ganze, in einer Vegetationsperiode auf einander folgende Generationsreihe.

---

4. Abschnitt.

Gestalt und Grössenverhältnisse der verschiedenen Colonieen.

Wir betrachten zunächst den Bau der vegetativen und der sexuellen Colonieen. Die Form der Colonieen ist vollkommen kugelig bei den ungeschlechtlichen Colonieen von Volvox aureus, bei den ♀ in der Regel, mitunter aber auch eiförmig, wobei im Frühjahr nicht selten ein kleiner Schnabel, wie bei einer Citrone, am hinteren Ende vorhanden war. Die männlichen Colonieen von Volvox aureus und die Geschlechtscolonieen von Volvox globator dagegen waren in der Regel oval, die ungeschlechtlichen von letzterem meist kugelig.

Die sehr wechselnden Grössenverhältnisse der Einzelcolonieen, die schon von den früheren Beobachtern vermerkt wurden, haben ihren Grund nicht nur in dem verschiedenen Alter und damit zusammenhängend in den verschiedenen Stadien der Ausbildung. Bei der Bestimmung der Maximal- und Minimalgrösse der einzelnen Colonieen ist selbstverständlich der Hauptwerth auf die richtige Wahl der Vergleichsobjecte zu legen. Während man bei der Maximalgrösse jeweils nur männliche, weibliche und geschlechtslose Colonieen unter sich zu vergleichen hat, dürfen für die Bestimmung der Minimalgrösse im allgemeinen nur sexuelle Colonieen verwendet werden, weil bei den kleinen vegetativen ein sicheres Kriterium dafür, dass sie auch wirklich ausgewachsen sind, meist nicht zu finden ist, denn einmal ist die Grösse, die die Tochtercolonieen bei ihrer Geburt besitzen, eine sehr wechselnde, je nach dem Mutterstock, dem sie

entstammen, und jedenfalls auch nach den äusseren Bedingungen und Verhältnissen, unter denen die Entleerung stattfindet. Diese Schwankungen gehen so weit, dass wir gelegentlich Tochtercolonieen antreffen, die noch nicht die goldene Freiheit erlangt haben und die trotzdem bereits erheblich grösser sind, als völlig erwachsene Colonieen. In der Maximalgrösse der Tochtercolonie haben wir also durchaus keinen Vergleichsmaassstab für das Ausgewachsensein der frei lebenden vegetativen Colonieen. Und ebensowenig ist es möglich, die Grösse der vegetativen Einzelzellen oder, genauer ausgedrückt, ihrer Protoplaste zu diesem Zwecke zu verwenden, denn erstens schwankt auch diese Grösse innerhalb ganz beträchtlicher Grenzen, und zweitens sind diese Protoplaste viel früher ausgewachsen, als die ganze Colonie, deren fernere Grössenzunahme lediglich durch weiteres Wachsthum resp. stärkere Quellung der die Einzelzellen umgebenden Gallertmembran erfolgt, wodurch die ausgewachsenen Protoplaste mehr oder weniger von einander entfernt werden. Wir werden nachher sehen, dass die Gesammtzahl der Einzelzellen und die Grösse der erwachsenen Colonie durchaus nicht in bestimmten Verhältnissen stehen. Nur in einem Falle können die vegetativen Colonieen zur Bestimmung der Minimalgrösse benutzt werden, dann nämlich, wenn wir in einer sehr kleinen Colonie auffallend grosse und weitentwickelte Tochterfamilien finden (vergl. Taf. XII, Fig. 28).

Dagegen haben wir in den sexuellen Colonieen vorzügliche Anhaltspunkte zur Bestimmung der Minimalgrösse, und zwar vornehmlich in den weiblichen Colonieen. Die männlichen sind im Durchschnitt erheblich kleiner als die weiblichen und vegetativen, während bei den beiden letzteren die Grössenverhältnisse nahezu die gleichen sind. Von den weiblichen Colonieen benutzte ich nur solche mit befruchteten Eiern, bei denen man vollkommen sicher ist, wirklich ausgewachsene Exemplare vor sich zu haben, wie die Colonien mit reifen (rothen) Oosporen zeigten, weil einmal hier die gleichen Minimalmaasse gefunden wurden und weil ferner die Colonieen sich nach der Sporenreife sehr rasch aufzulösen pflegen.

Auf die Minimalgrössen bei ausgewachsenen Volvoxcolonieen wurde bisher eigentlich kaum geachtet, wie die in der Litteratur vorhandenen Maasse zeigen; sie sind aber selbstverständlich ebenso nöthig wie die Maximalgrössen, wenn man einen klaren Begriff von

dem ausserordentlichen Variationsvermögen dieser Pflanzen erhalten will; aber auch sonst gehen die Grössenangaben weit auseinander, wie einige Citate zeigen sollen:

Volvox globator: Ehrenberg (l. c.) 75—750 μ; Cohn —500 μ, ausschlüpfende Tochterfamilien 100—150 μ (Beitr. u. Biol.), 80—100 (Festschrift) Kirchner (l. c.) — 680; Blochmann[1]) — 700; Hansgirg[2]) 680—800. Focke[3]) giebt zwar an, dass die grossen Kugeln von Volvox globator im Frühjahr bis $^1/_2$ par. Linie = ca. 1100 μ gross werden, doch scheint mir diese Grösse mehr geschätzt als gemessen, und deshalb sowie aus anderen, später zu erläuternden Gründen lasse ich seine Angaben hier ausser Betracht.

Volvox aureus: Ehrenberg (♀ Colonie) —750 μ; Blochmann: — 100 μ: Hansgirg (Stein) 200—460.

Ich habe bei Volvox globator die Grössenverhältnisse innerhalb weit engerer Grenzen schwankend gefunden, als bei Volvox aureus, vegetative Colonieen zwischen 400(450)—800, Geschlechtscolonieen zwischen 550 und 800 μ, Durchschnittsgrösse ca. 600—700 μ, Tochterfamilien ausnahmsweise — 250 μ erreichend. Das Bild sehr wechselnder Grössenverhältnisse, das uns das Mikroskop hier zeigt, wird hauptsächlich durch das verschiedene Alter der Colonieen bedingt. Volvox aureus dagegen variirt sehr stark: ungeschlechtliche Colonieen 200—850 μ, weibliche 170—600 μ, männliche 170—550 μ. Die grösseren Formen sind hier viel vereinzelter als bei Volvox globator. Von der Jahreszeit scheinen diese Schwankungen völlig unabhängig zu sein, dagegen sehr von localen Factoren, unter denen die mehr oder weniger rasche Vermehrung eine Hauptrolle spielen dürfte. So fand ich beispielsweise Volvox globator den Sommer und Herbst in einem Bassin des zoologischen Instituts, wo er ausserordentlich reichlich auftrat, verhältnissmässig klein, selten über 500—550 μ hinausgehend, während er in einem andern, wo er stets nur in spärlichen Exemplaren vorkam, fast immer zu beträchtlicher Grösse heranwuchs. Anfang November, als die Geschlechtscolonieen auf-

---

1) F. Blochmann, Die mikroskopische Pflanzenwelt des Süsswassers, 1886, p. 44.

2) A. Hansgirg, Prodromus der Algenflora von Böhmen, Erster Theil, Prag 1888, p. 101.

3) G. W. Focke, Physiologische Studien, Erstes Heft, Bremen 1847, p. 31.

traten, ging die Zahl in dem ersten Bassin sehr zurück und die meisten Colonieen wurden etwa 700 μ gross. Ebenso beobachtete ich ungeschlechtliche und Geschlechtscolonieen von Volvox aureus Ende April in zwei der oben erwähnten, unmittelbar nebeneinander liegenden Hanflöchern: in einem ausserordentlich zahlreiche, auffallend kleine Colonieen, im andern reichliche Colonieen von ganz hervorragender Grösse. In einem wie dem andern Fall waren die äusseren Bedingungen vollkommen oder nahezu vollkommen die gleichen.

Ebenso wie die Grössenverhältnisse der erwachsenen Tochterfamilien von Volvox aureus schwanken auch diejenigen der ausschlüpfenden Tochtercolonieen, und zwar geht dies so weit, dass die grössten, noch ungeborenen Tochtercolonieen (Fig. 26) mit 350 μ bereits die doppelte Grösse der kleinsten, ausgewachsenen, frei lebenden Colonieen (mit 170 μ) besitzen. Die grössten Tochtercolonieen fand ich stets in den grössten Muttercolonieen und die Grösse der ausschlüpfenden Tochtercolonieen war hier im Durchschnitt viel bedeutender als bei Volvox globator, selten ging sie unter 200 μ herab, während dort diese Grösse schon als nicht häufige Ausnahme gelten darf; 250 μ war die bei Volvox globator beobachtete Maximalgrösse.

Worauf beruhen nun diese ausserordentlichen Schwankungen in der Grösse der erwachsenen Colonieen? Entweder auf Schwankungen der Zellenzahl des ganzen Complexes, wie sich leicht berechnen, oder auf verschieden starker Quellung der die einzelnen Protoplaste trennenden Gallertmembranen, wie sich leicht messen lässt, oder schliesslich auf dem Zusammenwirken dieser beiden Factoren, wie der Umstand zeigt, dass die grössten Colonieen keineswegs immer die höchste Zellenzahl aufweisen.

---

5. Abschnitt.

Die Gesammtzahl der Einzelzellen und die Methoden ihrer Berechnung.

Zur Feststellung der Gesammtzahl aller Einzelzellen einer Volvoxcolonie ist man auf Berechnung angewiesen, da directe Zählung kaum möglich ist und jedenfalls ausserordentlich zeitraubend

wäre. Von den verschiedenen Beobachtern wurden hierzu verschiedene Wege eingeschlagen, beinahe von jedem ein anderer.

Leeuwenhoek zählte die Zahl der Einzelzellen an der Peripherie der Volvoxkugel und berechnete daraus richtig die Gesammtzahl.

Ehrenberg ging von der gleichen Zählung aus, aber seine Berechnungen sind falsch und führen zu viel zu grossen Werthen. Er berechnete (l. c. p. 69), „dass, wenn die Thierchen ziemlich regelmässig parallele Cirkellinien bildeten, die Hälfte jener Zahl die richtige Zahl der Thierreihen um die Kugel giebt, und wird mit ihr die ganze Zahl multiplicirt, die ziemlich richtige Zahl aller Thierchen der Kugeloberfläche erlangt wird". Ehrenberg lässt dabei völlig ausser Acht, dass diese Parallelkreise vom Aequator zu den Polen continuirlich kleiner werden und seine Berechnung $2 r \pi \times \frac{2 r \pi}{2} = 2 r^2 \pi^2$ als Formel für die Kugeloberfläche ergeben würde. Der Vergleich mit der richtigen Formel $4 \pi r^2$ zeigt, dass anstatt mit 2 mit $\pi = 3.14$ multiplicirt und der Werth um die gute Hälfte zu gross ausgefallen ist. Dass dieser Irrthum bis auf den heutigen Tag unbemerkt blieb, dürfte wohl der Abneigung der meisten, sich für Algen interessirenden Botaniker gegen mathematische Ueberlegungen jeder Art zuzuschreiben sein.

Cohn zählte auf einem abgemessenen Raum der Kugelfläche ($100 \mu^2$) die vorhandenen Zellen und berechnete daraus die Gesammtzahl; Drude zählte mittelst Fadenkreuzocular $^1/_8$ der ganzen Kugeloberfläche. Gegen diese beiden Methoden ist weiter nichts einzuwenden, als dass sie etwas umständlich und darum für zahlreiche Bestimmungen sehr unbequem sind. Das Ehrenberg'sche Verfahren dagegen ist absolut nicht brauchbar; die Zählung der Einzelzellen an der Peripherie der Volvoxkugel ist bei einigermaassen grossen Kugeln durchaus nicht befriedigend auszuführen und wird meist zu zu grossen Zahlen führen, wie Ehrenberg's eigene Figuren auf's schlagendste beweisen. Seine Fig. 1 auf Taf. IV z. B. stellt eine ungeschlechtliche Colonie vor. An der Peripherie zählt man 144 Einzelzellen, Ehrenberg's falsche Berechnung bestimmte daraus die Gesammtzahl auf ca. 9800, die richtige Berechnung ergiebt ca. 6200, also ein gutes Drittel weniger. Doch dürfte einem einigermaassen geometrisch geschulten Blick auch diese Zahl noch zu gross

vorkommen, und mit Recht. Die Zellen an der Peripherie sind nämlich auf Ehrenberg's Figur fast doppelt so nahe aneinander gerückt, wie in der Mitte. Das scheint auch auf jedem mikroskopischen Bilde so, aus leichtverständlichen optischen Gründen. Berechnet man unter Zugrundelegung des wirklichen Abstandes der Einzelzellen deren Zahl an der Peripherie (99) und daraus die Gesammtzahl, so erhält man nur ca. 2500, eine Zahl, die ohne Weiteres zeigt, wohin man mit solchen Zählungen kommen kann.

Ich selbst habe, um zahlreiche Bestimmungen ohne grossen Zeitaufwand vornehmen zu können, ein sehr einfaches und, wie Controlzählungen zeigen, durchaus befriedigendes Verfahren eingeschlagen. Mit Hülfe des Prismas zeichne ich die Peripherie der Kugel und in die Mitte dieses Kreises eine Anzahl Einzelzellen. Mehr seitlich gelegene Zellen sind nicht brauchbar, weil hier die Abstände zum Theil durch Projection verkürzt erscheinen. Von diesen als Punkte gezeichneten Zellen sucht man sich 4—6 möglichst in einer geraden Linie liegende aus, nimmt diese Distanz in den Zirkel und sieht, wie oft dieselbe in der Peripherie des gezeichneten Kreises enthalten ist. Aus der so erhaltenen, mit 3—5 multiplicirten Zahl $= 2 r \pi$ berechne ich r und dann $4 \pi r^2$. 4—6 Zellen nehme ich, um den mittleren Abstand zweier Zellen möglichst genau zu erhalten. Auf diese Weise habe ich eine grosse Zahl von Einzelbestimmungen vorgenommen und ganz interessante Resultate erhalten.

Volvox aureus zeigte in seinen ja auch der Grösse nach so sehr differirenden erwachsenen vegetativen Colonieen Schwankungen in der Zellenzahl von 200—3000, in den männlichen solche zwischen 330 und 3300, in den weiblichen zwischen 210 und 4400; Volvox globator in den ungeschlechtlichen Colonieen Schwankungen zwischen 1500 und 16 400, in den geschlechtlichen solche zwischen 10 000 und 22 000; vielleicht finden sich auch hier noch bedeutend niedrigere Werthe; gerade bei Volvox globator habe ich verhältnissmässig nur wenig Messungen angestellt. Eine Berechnung der bei Cohn abgebildeten Geschlechtscolonie ergiebt beispielsweise etwa 3500 Einzelzellen. Auf der andern Seite aber möchte ich darauf keinen zu hohen Werth legen und garantire für etwaige Nachzählungen auf meinen Figuren auch nicht die in der Tafelerklärung angegebenen und durch Berechnung gefundenen Zahlen.

Meine Zahlen gehen also nach oben und unten weit über die bisher bekannten hinaus (Volvox aureus 600—900, Volvox globator 3000—12 000) und Volvox aureus variirt auch in dieser Hinsicht viel stärker als Volvox globator.

Diese Schwankungen in der Zahl der Einzelzellen gehen im Grossen und Ganzen Hand in Hand mit den Schwankungen in der Grösse der Kugeln, ohne dass jedoch ein bestimmtes Verhältniss zu constatiren wäre, weil auch noch die Distanzen der Einzelzellen in den verschiedenen erwachsenen Colonieen recht variiren. Dies geht ohne Weiteres daraus hervor, dass die höchsten Zahlen der Einzelzellen nicht in den grössten Kugeln gefunden wurden: Volvox aureus ♂ 540 μ mit 3300, ♀ 600 μ mit 4400 gegen die grossen ungeschlechtlichen Colonieen: 775 und 850 μ mit ca. 2000 und 3000 Zellen. Dabei ist allerdings noch zu berücksichtigen, dass in den reinen Geschlechtscolonieen die Einzelindividuen gewöhnlich etwas dichter gedrängt sind, als in den rein vegetativen und gemischten Colonieen; bei ovalen, gleich grossen sexuellen Colonieen von Volvox globator aber, die 700 : 800 μ maassen, schwankte die Zahl der Einzelzellen zwischen 10 000 und 22 000.

Vorstehende Auseinandersetzungen dürften gezeigt haben, dass man die Grösse der Colonieen sowie die Gesammtzahl der Einzelzellen nicht so ohne Weiteres zur Unterscheidung der beiden Volvoxarten benutzen darf. Es giebt Individuen von Volvox aureus, welche nach beiden Richtungen den „grossen“ Volvox beträchtlich hinter sich lassen; aber diese Exemplare kommen verhältnissmässig selten vor, und ebenso sind bei Volvox globator die kleinen Formen nicht häufig. Haben wir gleich grosse Colonieen beider Arten vor uns, so besitzt stets Volvox globator eine weit höhere Zahl von Einzelzellen. Dieselben sind also hier viel dichter gedrängt als bei Volvox aureus; dies ist namentlich dann festzuhalten, wenn beide Arten mit einander vorkommen.

---

6. Abschnitt.

Die Protoplaste der vegetativen Einzelzellen.

Der Bau der Einzelzelle ist sehr oft untersucht, eine Uebereinstimmung über denselben merkwürdigerweise nicht erzielt worden. Die Grösse des Protoplastes wird bei Volvox globator auf 2—3 μ, bei Volvox aureus auf 4—6$^1/_2$ μ angegeben, in eigenthümlichem Gegensatz zu Ehrenberg, der bei Volvox globator erwähnt, die Einzelzellen seien $^1/_{228}$ par. Linie = 9.9 μ gross. Ich selbst fand die Zellen von Volvox aureus in der Regel 5,6$^1/_2$—8, gelegentlich auch 9 μ, die von Volvox globator 2—7$^1/_2$ μ, in der Regel 3—5 μ gross. Nirgends herrscht in der an Irrthümern und Verwirrung gewiss nicht armen Volvoxlitteratur eine solch heillose Confusion, wie bei den vegetativen Zellen beider Volvoxarten, eine Confusion, die vornehmlich darin ihren Grund hat, dass fast überall die ungeschlechtlichen Colonieen beider Arten entweder überhaupt nicht von einander unterschieden oder doch nicht scharf genug aus einander gehalten wurden. Und doch ist, wenn man nur genau zusieht, die Unterscheidung beider Arten auch ohne Geschlechtsorgane ganz leicht Ich will darum zunächst die thatsächlichen Verhältnisse kurz schildern und dann die wichtigsten Litteraturangaben kritisch besprechen.

Die Protoplaste der vegetativen Einzelzellen von Volvox aureus sind, von der Fläche gesehen, stets vollkommen oder annähernd kreisrund. Ihre verschiedene Grösse in den verschiedenen erwachsenen Colonieen hängt einmal von individuellen Schwankungen und dann sicher auch von dem relativen Alter der Einzelzelle ab. Namentlich bei heissem Wetter im Frühsommer habe ich ein Kleinerwerden der Protoplaste mit zunehmendem Alter vielfach beobachtet, besonders deutlich und auffallend in sexuellen, namentlich weiblichen Colonieen. Schon Ehrenberg hat, allerdings ohne den wahren Sachverhalt zu erkennen, richtig beobachtet, dass die Einzelzellen der (♀) Colonie von Volvox aureus meist kleiner seien als die von Volvox globator. Hand in Hand geht damit eine Rückbildung des Chromatophors, das, ursprünglich eine nahezu geschlossene Hohlkugel bildend, zunächst zu einem etwa die Hälfte der Zelle einnehmenden Lappen

wird und zuletzt bei der Reife der Eier nur noch einen kleinen Theil des Zelllumens ausfüllt, während das Stigma besonders gross und deutlich hervortritt. Im Herbste dagegen, wo die Entwickelung und Reife der Eier viel langsamer vor sich geht, sind diese Unterschiede lange nicht so auffallend. Dieser Verkleinerung der Chromatophoren verdanken die weiblichen Colonieen auch das blass- oder gelbgrünliche Aussehen im Sommer. Bei Volvox globator scheinen in dieser Beziehung ähnliche Verhältnisse zu walten, wenigstens beobachtete Stein bei „Volvox stellatus", dass die Einzelzellen oft ausserordentlich klein waren, „zumal wenn die Sternkapseln vollständig entwickelt waren".

Jeder Protoplast von Volvox aureus (Fig. 5) enthält ausser Zellkern und Pyrenoiden in der Regel zwei contractile Vacuolen; die „Verbindungsfäden" sind scharf gegen den Körper des Protoplastes abgesetzt, sehr fein, etwa von der Dicke der Cilien, und mitunter verdoppelt oder verdreifacht, namentlich in der Nähe der Eier; sie waren stets zu sehen, so lange die Colonien gesund und beweglich waren, wenn auch vielfach nur bei Anwendung von wässeriger Jodlösung und Oelimmersion sicher erkennbar.

Die Protoplaste der Einzelzellen von Volvox globator (vergl. Fig. 1 und 2) sind eckig und unregelmässig ausgezogen, so dass sie bei schwacher Vergrösserung recht wohl als dreieckig erscheinen können, wie es Leeuwenhoek angiebt, die Ecken gehen allmählich in die „Verbindungsfäden" über, die hier viel dicker als die Cilien und schon mit ganz schwachen Vergrösserungen stets erkennbar sind, und ihre Natur als blind endigende, geschlossene Tüpfelkanäle bei Anwendung von Oellinsen schon ohne Reagentien deutlich erkennen lassen; besonders schön aber nach Behandlung mit wässeriger Jodlösung. In diese Tüpfel ragt bei jungen Zellen das Chromatophor, dessen Grenzen hier äusserst schwer zu erkennen sind, etwas hinein; bei älteren Zellen ist es scharf contourirt, kleiner und vollständig aus den Tüpfeln herausgezogen. Rundliche Protoplaste habe ich bei Volvox globator, wenn überhaupt vorhanden, immer nur vereinzelt oder auf kurze Strecken angetroffen, vorausgesetzt, dass die Colonie gesund war. Bei Exemplaren dagegen, die, längere Zeit im Zimmer gehalten, anfingen abzusterben und auf den Boden des Gefässes gesunken waren, zeigten sich, als

erste Absterbeerscheinung, die Protoplaste rundlich contrahirt. Das Gleiche beobachtete ich auch nach Anwendung mancher Reagentien, sehr schön manchmal in Essigsäure-Methylgrün, wobei ausserdem häufig eine bedeutende Verkleinerung des Protoplastes, im Gegensatz zu Volvox aureus, stattfand (Fig. 3 und 4).

Die Cilien, mit welchen an mit Jod getödteten Exemplaren von Volvox aureus die „Verbindungsfäden" durchaus nicht zu verwechseln sind, weil sie in einer ganz anderen Einstellungsebene liegen, sind der ganzen Länge nach gleichmässig dick (gegenüber Stein und den früheren Beobachtern), wie dies bei den anderen Volvocineen überhaupt und bei den meisten Schwärmsporen der Fall zu sein scheint.

Besonders merkwürdig sind bei Volvox globator die contractilen Vacuolen, die in der Zahl zwei bis sechs, gewöhnlich vier auftreten und in ihrem Pulsiren einen rhytmischen Wechsel nicht mehr beobachten lassen. Sie liegen stets dicht unter der Oberfläche des Protoplastes, den sie bei der Diastole nicht unbeträchtlich auftreiben und so, je nach ihrer Lage, mitunter nicht unbeträchtlich verändern. Besonders häufig liegen sie an der Basis der „Verbindungsfäden", nicht selten aber auch in der Mitte oder am Ende derselben, in welchen Fällen sie am auffallendsten sind (Fig. 1, p. p. p.). Bütschli[1]) wie auch Stein geben nur eine einfache contractile Vacuole bei Volvox globator an, die nach Claparède und Lachmann zuweilen sogar in die Verbindungsfäden gerückt ist, Cohn deren zwei. Da es sich hier stets um nicht weiter theilungsfähige Zellen handelt, so trifft der von Bütschli mit Recht gemachte Einwand, manche schwankende Angaben über die Zahl der contractilen Vacuolen seien darauf zurückzuführen, dass die bei der Theilung häufig schon frühzeitig eintretende Vermehrung der Vacuolen unberücksichtigt geblieben ist und zu irrthümlichen Zählungen Veranlassung gegeben hat, hier nicht zu. Zwar sagt Bütschli (p. 778): „nicht immer scheint die frei gewordene Volvoxkugel ihre definitive Zellenzahl schon erreicht zu haben, wenigstens beobachtete Stein selbst beim erwachsenen

1) Bütschli, Protozoa, I. Band von Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, p. 710; wo in folgendem Bütschli citirt wird, ist stets dieses Werk gemeint.

Volvox aureus zuweilen noch Vermehrung einzelner Zellen durch Längstheilung," Dies dürfte wohl auf die Tafelerklärung Stein's zu Taf. 17, Fig. 8 zu beziehen sein. Die spindelförmigen Körper, mit denen Stein hier seinen Volvox aureus reichlich begabt, so dass er ein ganz fremdartiges Aussehen bekommt, sind vegetative Zellen, bei denen die letzte Theilung unvollständig geblieben ist. Ich fand sie überhaupt nur sehr selten und vereinzelt, meist mit zwei Chromatophoren, stets mit zwei rothen Pigmentflecken. Bei Volvox globator kommen analoge Bildungen zwar vor, sind aber gleichfalls sehr selten. Eine wirkliche Theilung der vegetativen Zellen nach dem Ausschlüpfen habe ich niemals beobachtet.

Die oben erwähnte Confusion bei den Einzelzellen bezieht sich nur auf die Zugehörigkeit derselben zu Volvox globator oder Volvox aureus, und nur auf diese soll hier noch etwas näher eingegangen werden. All die früheren Ansichten und Auffassungen vom Bau der Volvoxpflanze hier eingehend zu besprechen, würde viel zu weit führen. Wer sich für diese Details interessirt, sei auf Ehrenberg (l. c.), Williamson[1]) und Busk[2]) verwiesen. Das Verdienst dieser beiden Forscher ist, wie bereits Stein richtig hervorhebt, darin zu suchen, dass sie, sich gegenseitig berichtigend und ergänzend, die feineren Organisationsverhältnisse und die (vegetative) Entwickelung des Volvoxstockes so umsichtig und so erschöpfend darstellten, dass nicht mehr viel wesentlich Neues hinzuzufügen sein dürfte. Ferner sei auf Cohn's Festschrift und auf die bald nachher, ohne Kenntniss dieser Schrift erschienenen Stein'schen Flagellaten hingewiesen. Eine ausgezeichnete historische Darstellung findet sich endlich in Bütschli's Flagellaten.

Ehrenberg beschreibt die Einzelzellen von Volvox globator (ungeschlechtl. Col.) als rundlich, die von Volvox stellatus = Geschlechtscolonie von Volvox globator, nach Beobachtungen, die nach dem Stiche seiner Abbildungen gemacht wurden, als drei- bis sechseckig.

1) W. C. Williamson, Volvox globator in Transact. of the Lit. and Philos. Society of Manchester, Vol. IX, 1851; idem further elucidations of the structure of Volvox globator. Transact. Quart. journ. mic. Society. New. Ser., Vol. I, 1853, p. 45–46, Pl. 6.

2) G. Busk, Some observations on the structure and development of Volvox globator etc., ibidem p. 31—45, Pl. 5.

Ehrenberg confundirt sicherlich noch die vegetativen Colonieen von Volvox globator und aureus vollständig; seine Maasse für die vegetativen Zellen von Volvox globator passen nur auf Volvox aureus und seine Abbildungen (Taf. IV, Fig. I 1 — I 5) können mindestens ebenso gut Volvox aureus vorstellen. Ich würde letzteres ganz sicher annehmen bei der Grösse der Tochterfamilien, der viel geringeren Zellenzahl und namentlich bei der grossen Distanz der Einzelzellen, wenn letztere Kennzeichen nicht auch bei seiner Abbildung des sicher zu Volvox globator gehörigen „Volvox stellatus“ vorkämen. Ehrenberg's Zeichnungen sind eben ungenügend. Der beste Beweis für Ehrenberg's Verwechselung sind seine drei Arten, hätte er sie nicht gemacht, so hätte er nicht drei, sondern vier Arten von Volvox beschreiben müssen, denn er muss die vegetativen Colonieen beider Arten gesehen haben, da er auch die Geschlechtscolonieen von Volvox aureus, die niemals für sich allein auftreten, häufig genug gefunden hat. Das ist aber bisher völlig übersehen worden, auch von Drude, der glaubte, Ehrenberg habe durch seine Untersuchungen den alten Linné'schen Volvox globator neu begründet. Meine Ausführungen dürften vielmehr gezeigt haben, dass das Verdienst Ehrenberg's an der „Neubegründung“ von Volvox globator sehr fragwürdiger Natur ist, denn sein Volvox globator umfasst noch die ungeschlechtlichen und die weiblichen, unbefruchteten Colonieen beider Arten.

Einer neuen abermaligen Umtaufung, die etwa den Volvox aureus zum Volvox globator machte, möchte ich aber durchaus nicht das Wort reden; ganz abgesehen von der unliebsamen Vermehrung der Synonymie, vor Allem deshalb nicht, weil der erste Entdecker der Pflanze, Leeuwenhoek, unzweifelhaft unseren Volvox globator gesehen hat.

Focke, der für die ganze Colonie — $^1/_2{}'''=1112\ \mu$ (?), für die ausschlüpfenden Tochterfamilien $^1/_6{}'''=375\ \mu$, für die Einzelzellen $^1/_{280}$—$^1/_{300}{}'''=7.5$ und $8\ \mu$, für die Entfernung der Einzelzellen von einander $^1/_{70}{}'''=32\ \mu$ angiebt, die Richtigkeit seiner Messungen vorausgesetzt, hat hier ganz sicher sehr grosse Exemplare von Volvox aureus vor sich gehabt.

So geht das weiter bis auf Stein, fast niemals lässt sich sicher feststellen, welche von beiden Arten als ungeschlechtliche

Colonie vorgelegen hat. Und selbst Stein, der als der erste die ungeschlechtlichen Colonieen von Volvox aureus von denen von Volvox globator unterschied, ist nicht zu völliger Klarheit durchgedrungen (l. c. p. 121): „Die Protoplasmakörper treten in zwei verschiedenen Formen auf und hiernach lassen sich zwei Varietäten des Volvoxstockes unterscheiden, die jedoch nicht als verschiedene Arten zu deuten sind, bei der einen Varietät sind die Protoplasmakörper sternförmig oder unregelmässig eckig, und an den Ecken in dicke einfache oder gegabelte Fortsätze ausgezogen, in welche sich auch die grüne körnige Substanz erstreckt (Taf. 17, Fig. 1, 2), bei der anderen Varietät ist der Protoplasmakörper kugelförmig und mit den Nachbarn durch zarte, farblose Capillarfäden verbunden (Taf. 17, Fig. 5).“ Zufällig gehören in Stein's Abbildungen die Form mit sternförmigen Plasmakörpen zu Volvox globator (beiläufig bemerkt die besten Habitusbilder von Volvox globator, die wir besitzen!), die mit runden zu Volvox aureus, und das ist richtig. Volvox aureus mit eckigen oder sternförmigen Einzelzellen habe ich niemals beobachtet, und bei den ausserordentlich vielen Individuen, die ich untersuchte, glaube ich wohl auch behaupten zu dürfen, dass er überhaupt nicht vorkommt.

Diese Auseinandersetzungen sind etwas langweilig, aber Klarheit musste einmal in die Sache kommen.

---

7. Abschnitt.

Die Zellmembran und das Zellgewebe.

Ich wende mich jetzt zum anatomischen Aufbau der ganzen Colonie. Auch hier ist so wenig wie bei den Einzelzellen eine Uebereinstimmung bezüglich der Zellmembran, des Innenraums der Colonie und der Verbindungsfäden von den verschiedenen Forschern erzielt worden.

Die Zellgrenzen als achteckige Felder wurden schon 1851 von Williamson und Busk erkannt, jedoch nicht ganz richtig gedeutet, indem sie das aus sechs- bis achtseitigen Maschen bestehende Netzwerk, das nach geeigneter Reagenzbehandlung deutlich wird, direct als die weit von dem Plasmakörper abstehenden Membranen auf-

fassten, ähnlich wie es z. B. bei Sphaerella (Haematococcus) der Fall ist. Diese hexagonale Felderung soll durch nachträgliches Verwachsen der Einzelzellmembranen zu stande kommen. Cohn (Festschrift p. 12) und mit ihm alle Botaniker, die nach ihm Volvox untersuchten, deuten diese „Scheidewände" als die Mittellamelle dicker Gallertmembranen, ähnlich wie es bei Tetraspora der Fall ist. Cohn bezeichnet (Beitr. z. Biol. p. 98) die Verbindung der Einzelzellen als Scheingewebe, ähnlich wie bei Hydrodictyon und Pediastrum. Nach ihm „besteht anfangs durchaus kein organischer Zusammenhang zwischen den einzelnen Segmenten, und man kann noch in fast fertig ausgebildeten Segmenten durch geschickten Druck die einzelnen Körperchen von einander isoliren; erst kurz vor der Geburt und nach völlig beendigter Theilung beginnt die Ausscheidung von Gallert zwischen den Segmenten: indem diese membranartig erstarrt, treten die anfänglich lose an einander gelagerten Körperchen in eine organische Verbindung". Ich habe die Entwickelung der Parthenogonidien genau verfolgt und dabei stets gefunden, dass die Zellen sich niemals von einander trennen, sondern stets durch dünne Membranen von einander geschieden sind. Diese Membranen, die sich mit Jod und Schwefelsäure nicht blau färben, also keine Cellulosemembranen sind, halte ich für dünne Gallertmembranen, daher die leichte Isolirung der Einzelzellen durch Druck. Diese Gallertmembranen verdicken sich unter gleichzeitigem Festerwerden später ganz bedeutend und differenziren eine Mittellamelle aus sich heraus.

Ich würde auf diesen Punkt nicht so genau eingehen, wenn nicht die zuerst von Williamson gegebene Deutung allgemein von den Zoologen adoptirt worden wäre. Sie findet sich bei Stein (l. c. p. 120 und 121), Blochmann (l. c. p. 44) und namentlich auch in Bütschli's vorzüglichem Flagellatenwerk (p. 840): „Die Zellen liegen in weit abstehenden, besonderen Schalenhüllen, die sich gegenseitig zu hexagonalen Umrissen comprimiren und mit denen der benachbarten Zellen verwachsen."

Diese „zoologische" Auffassnng steht erstens im Widerspruch mit der Entwickelungsgeschichte: aus den Parthenogonidien geht durch successive Zweitheilung die kugelige Zellfläche hervor, deren Zellen von vorn herein im lückenlosen Gewebeverband stehen,

sich niemals während der Entwickelung von einander trennen und darum selbstverständlich auch keine nachträgliche Verwachsung insceniren können. Sodann ist es bei dieser Auffassung durchaus unverständlich, wesshalb diese weitabstehenden Membranen, die bei Sphaerella so scharf hervortreten, an der lebenden Volvoxcolonie niemals zu sehen sind, sondern erst nach der Einwirkung von Reagentien deutlich werden. Momentan kann man diese Mittellamellen zur Anschauung bringen durch Einlegen der Kugeln in Essigsäure-Methylgrün; sie treten auf's Schärfste hervor, ohne sich zu färben, lediglich in Folge des durch das Reagens veränderten Lichtbrechungsvermögens von Mittellamelle und eigentlicher Gallertmembran, das in der lebenden Colonie gleich ist. Ein derartiger Unterschied ist aber unmöglich, wenn, wie die zoologische Auffassung logischer Weise voraussetzen muss, das Lichtbrechungsvermögen von Zellwand und der an Stelle der Gallertmembran vorhandenen Zellflüssigkeit das Gleiche ist. Hier kann durch eine Aenderung im Wassergehalte der Membran, und darauf beruht ja das Deutlichwerden der Mittellamelle, keine Aenderung des Lichtbrechungsvermögens hervorgerufen werden.

Von den Botanikern nimmt nur Klebs[1]) eine isolirte Stellung ein, die aber auch von der der Zoologen durchaus abweicht: „Meine Bemühungen, die besonderen Schalenhüllen der Einzelzellen genauer nachzuweisen, haben ein negatives Resultat gehabt; ich habe sie an fertigen, reifen Colonieen nie gesehen. Vielmehr möchte ich die Anschauung von Cohn dahin erweitern, dass in den reifen Colonieen überhaupt keine bestimmten Hüllen um jedes Individuum ausgebildet, dass alle von einer gemeinsamen Gallerte umgeben sind, welche nach aussen von einer hautartigen Schicht abgegrenzt wird und nach innen mit der die ganze Kugel erfüllenden Gallertmasse zusammenhängt.“ Die äussere gemeinsame Haut „zeigt, wie schon vielfach beobachtet worden ist, eine hexagonale Felderung, entsprechend der Zahl der Einzelzellen, und diese Beobachtung ist wohl die Veranlassung gewesen, für jedes Feld eine zugehörige Seitenwand anzunehmen. Sehr wahrscheinlich nach der von Williamson,

---

1) G. Klebs, Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten, Tübinger Untersuchungen, Bd. II, 1886, p. 400 u. 401.

Cohn (?), Stein gelieferten Entwickelungsgeschichte ist in den jüngsten Stadien jede Einzelzelle von einer Zellhaut umkleidet, deren peripherische Theile zu einer gemeinsamen Haut verkleben, deren Seitenwände aber später verschwinden und durch die Gallerte ersetzt werden, welche die Zellen in grosser Quantität während des Wachsthums der Colonie ausscheiden. Darnach würde also nur die peripherische Haut der Volvoxcolonie von den ursprünglichen Zellhäuten das einzig Uebrigbleibende sein."

Diese besonderen Hüllen um die Einzelzellen existiren aber zweifelsohne bei allen erwachsenen Colonieen. Wenn ein so vorzüglicher Beobachter wie Klebs sie nicht zur Anschauung bringen konnte, so kann das nur an der Wahl der von ihm benutzten Reagentien liegen. Ich habe zufällig Strasburger's Essigsäure-Methylgrün als vorzügliches Reagens gefunden und seiner sofortigen Wirkung halber fast ausschliesslich angewendet, auch Jod und Schwefelsäure ist recht brauchbar. Drude (l. c. p. 66) erzielte ausgezeichnete Erfolge mit Haematoxylin (Einwirkung 2—4 Tage). Die Gallertmembran nimmt damit ein intensives Violett an, welches zwischen allen Einzelzellen ein ungemein scharfkantiges Netz von zusammenstossenden Mittellamellen zeigt, letztere am dunkelsten gefärbt, und um die grün gebliebenen Zellen selbst einen stark lichtbrechenden, ungefärbten hellen Ring. Bei Anwendung von Essigsäure-Methylgrün erkennt man mit Leichtigkeit, dass die hexagonale Felderung durch Wände hervorgebracht wird, die senkrecht zur Kugeloberfläche stehen, wenn man den Tubus hebt und senkt. Die Protoplaste erscheinen je nach der Einstellung mehr oder weniger undeutlich und sind bei besonders tiefer Einstellung nur noch als verschwommene graue Flecke zu sehen, während die hexagonale Felderung gleich deutlich bleibt. Stellt man auf den Rand der Kugel ein, so erscheinen die Einzelzellen als kurze Prismen (bei Volvox globator 20—25 μ lang), die nach innen gleichfalls vollkommen scharf begrenzt sind. Sehr schöne Randbilder erhält man auch bei Anwendung von Jod und Schwefelsäure, wobei wir die gemeinsame Hülle nahezu farblos in der Dicke von 2,5—3,5 μ ohne Felderung sehen. Darauf eine gelbliche Schicht, nach innen zu scharf abgegrenzt (Fig. 35), bestehend aus den prismatischen Einzelzellen, in welchen der Protoplast etwas contrahirt ist und

dicht an der Aussenseite liegt. Diese Zellschicht und ihre innere Grenze hebt sich namentlich bei absterbenden Individuen scharf vom Innenraum der Kugel ab, der, dicht mit Bacterien erfüllt, dunkelbraungelb gefärbt ist, während in der Gallertmembran der Einzelzellen erst vereinzelte Bacterien zu finden sind.

---

8. Abschnitt.

Der Innenraum der Colonie.

Der Innenraum der Colonie wurde von den älteren Beobachtern, sowie Stein und Cohn (Festschrift p. 14) stets als wassererfüllt bezeichnet, nur Williamson machte in seiner zweiten Mittheilung [1]) darauf aufmerksam, dass in diesem Innenraum der Volvoxkugel kein reines Wasser, sondern Schleim sei, da sie, mit verdünntem Alkohol behandelt, eine bräunliche Farbe annehme. Levick [2]) führte sodann zuerst den Nachweis, dass die Volvoxkugel im Innern nicht mit Flüssigkeit, sondern mit einer gelatinösen Substanz erfüllt sei. Als Beweise führte er an, dass die üblichen Volvoxparasiten, die Räderthierchen (Notommata parasitica) in's Innere der Kugel eingedrungen, darin einen Stoff verzehren, dass an Fragmenten von zerrissenen Volvoxkugeln Karmin an der ganzen Rissfläche haften bleibt und schliesslich, dass Querscheiben, aus gefrorenen Volvoxkugeln hergestellt, im Innern dicht genug waren, um kleine feste Theilchen zu tragen. Zur gleichen Ansicht kommt auch Klebs, wie oben erwähnt, der zugleich die Structur dieser Gallerte näher untersuchte und fand, „dass sie nicht homogen ist, sondern dass in ihr ein grobes Netzwerk von dickeren und dünneren Balken vorhanden ist, welche etwa im Centrum sich zu einer dichteren Masse vereinigt haben, die in ihrem Aussehen an einen Ganglienknoten erinnert. Die Gallerte zwischen den Strängen erscheint selbst aus äusserst zarten Fäden zusammengesetzt. Jod und Schwefelsäure lässt das Balkennetzwerk, tiefbraun gefärbt, scharf hervortreten. Am

---

1) Williamson, l. c. p. 52.

2) Levick, Volvox globator. Is it a Hollow Sphere? Transact. Birmingh. Nat. Hist. Soc. 1882, Ref. im bot. Jahresber. 1882, p. 323.

klarsten tritt aber die Structur bei Aufenthalt in Glycosepepton hervor."

Ich selbst habe bei der Geburt der Tochterfamilien und bei dem Austreten der Spermatozoenbündel einige Beobachtungen gemacht, welche ebenfalls auf eine gallertartige Beschaffenheit des Volvoxinnern hindeuten. Die günstigsten Beobachtungsobjecte waren die rein männlichen Colonieen von Volvox aureus, bei denen man lange Zeit die successiv erfolgende Entleerung der Spermatozoenbündel beobachten kann. Das Hauptaugenmerk ist dabei auf die zahlreichen, an den Rändern des Kreises gelegenen Bündel zu richten. Längere Zeit vor dem Austreten bewegen sich die Spermatozoentäfelchen, mindestens ein Dutzend zugleich, indem sie eine leicht zitternde oder wackelnde Bewegung an Ort und Stelle ausführen, verbunden mit einer schaukelnden Drehung der Tafel gegen die Kugelperipherie, die häufig in ein vollständiges Rotiren um eine tangentiale Axe übergeht, so dass man die einzelnen Täfelchen bald von der Fläche, bald von der Kante, bald in schiefer Ansicht zu sehen bekommt. Diese Bewegungen werden bis zum endlichen Austritt des Täfelchens ausgeführt und niemals rückt dasselbe bei seinen Bewegungen, auch nicht nach Verquellung der Antheridenwand, tiefer in's Innere der Kugel. Genau die gleichen Erscheinungen wurden bei den vorwiegend vegetativen Colonieen mit einigen wenigen Antheridien beobachtet, und mutatis mutandis auch bei der Geburt der Tochtercolonieen, von denen man früher glaubte, sie schwämmen vor der Geburt frei im wassererfüllten Innenraum der Kugel umher. Meine Untersuchungen beschränken sich hier auf Volvox aureus; damit stehen die Angaben von Cohn über die Befruchtung von Volvox globator allerdings in einem gewissen Widerspruche, da nach diesem Autor hier Selbstbefruchtung stattfindet und die Spermatozoenbündel sich im Innern der Kugel in einzelne, dort frei herumschwimmende Spermatozoen auflösen, was nur dann möglich ist, wenn zu dieser Zeit mindestens eine theilweise Verflüssigung der Gallerte stattgefunden hat.

---

9. Abschnitt.

Die „Verbindungsfäden“ der Einzelzellen.

Der dritte strittige Punkt im Aufbau sind die „Verbindungsfäden“. Stellen dieselben einen integrirenden Bestandtheil der Colonie dar oder nicht? Stellen sie eine wirkliche ununterbrochene Verbindung zwischen zwei Zellen her, oder sind sie durch die Mittellamelle unterbrochen?

Am leichtesten sind beide Punkte bei Volvox globator zu entscheiden, weil hier die Verbindungsfäden verhältnissmässig dick sind. Es sind Fortsätze des Protoplastes, welche correspondirende Tüpfelcanäle ausfüllen, die in der Gallertmembran verlaufen und am Ende geschlossen sind, wie Cohn zuerst hervorhob (Festschrift p. 12). Wie bereits oben angegeben, lässt sich dies mit guten Linsen (Oelimmersion) direct an der lebenden Pflanze sehen. Verdünnte alkoholische Jodlösung verkürzt diese Fäden ganz beträchtlich und zeigt die Oberfläche der Kugel mit unregelmässig sternförmigen Protoplasten bedeckt, deren Spitzen überall weit von einander entfernt sind. In Essigsäure-Methylgrün werden die Fäden häufig völlig eingezogen und der Protoplast abgerundet (vergl. Fig. 3). An frischen Colonieen liessen sich diese Verhältnisse jederzeit klar erkennen.

Dagegen ist die Sache bei Volvox aureus, wo diese Verbindungsfäden nur die Dicke der Cilien besitzen, nicht so einfach. Zeitweise lassen sich dieselben schon mit relativ schwachen Vergrösserungen erkennen, ohne Anwendung von Jodlösung, während sie zu anderen Zeiten mit Zuhülfenahme von Jodlösung und Oelimmersion gerade noch zu sehen waren, namentlich im Hochsommer in den Geschlechtscolonieen. In gefärbten wie ungefärbten Präparaten dagegen konnte ich sie nicht immer, in absterbenden und abgestorbenen Colonieen fast niemals mehr nachweisen. Contractile Vacuolen, wie bei Volvox globator, habe ich niemals in ihnen angetroffen.

Die jungen Eier waren in der Regel durch eine grosse Zahl solcher Fäden mit jeder der benachbarten vegetativen Zellen verbunden (vergl. Fig. 26). Nach Anwendung von mit Wasser sehr verdünnter alkoholischer Jodlösung konnte ich häufig

eine Unterbrechung der Fäden in der Mitte constatiren, ohne Reagenzbehandlung schienen sie selbst für homogene Immersion ununterbrochen. Doch ist vielfach trotz Oelimmersion und Jodbehandlung eine Unterbrechung nicht zu sehen. Setzt man aber dann zu dem so behandelten Präparate verdünntes Glycerin hinzu und lässt dasselbe allmählich sich concentriren, so weichen die Verbindungsfäden in der Mitte mehr und mehr aus einander und ihre wahre Natur tritt auf's Klarste an's Licht. Essigsäure-Methylgrün mit nachfolgender Jodbehandlung liess sie bald völlig eingezogen erscheinen, bald alterirte es sie gar nicht. Sicher zu erkennen sind sie in der jungen Colonie ungefähr von dem Zeitpunkte an, wo die Parthenogonidien sich zu theilen beginnen. Nach diesen Befunden und nach Analogie mit Volvox globator halte ich die Verbindungsfäden von Volvox aureus ebenfalls für Protoplasmafortsätze in correspondirenden Tüpfeln, die sich ausserordentlich stark nähern.

Ob diese Tüpfelcanäle in allen Fällen wirklich geschlossen sind, oder ob sie gelegentlich, die Mittellamelle durchbohrend, mit einander verschmelzen, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden, halte es aber nicht für wahrscheinlich und jedenfalls für einen Ausnahmefall.

Alle früheren Beobachter von Ehrenberg an, der die Verbindungsfäden entdeckte, stimmen darin überein, dass dieselben ununterbrochen von einer Zelle zur andern laufen: Williamson, Busk, Stein, auch Cohn in seinen älteren Mittheilungen. Stein hielt es namentlich in Folge des Umstandes, dass diese Fäden an jeder Seitenwand der Zelle mit einem genau correspondirenden Verbindungsfaden der benachbarten Zelle zusammentreffen, auch wenn sie verdoppelt und verdreifacht sind, für höchst wahrscheinlich, dass diese Verbindungsfäden die Zellwand durchsetzen, was bei seinen Anschauungen über die Zellwände und so lange die wahre Natur der Fäden als Tüpfelcanäle, die ja stets correspondiren, nicht erkannt war, auch ganz natürlich war. Weil er aber die Tüpfel mitunter überhaupt nicht sehen konnte, glaubte er, dass sie in vielen Fällen gänzlich fehlen. Der Satz (p. 121): „Können sie nun spurlos in den Körper zurückgezogen werden, so werden sie auch umgekehrt aus demselben wie Pseudopodien hervorgetrieben werden können,

um in secundäre Verbindung mit der Zellwand zu treten", charakterisirt seine irrige Auffassung am besten.

Als Curiosum sei hier noch die Ansicht Focke's (l. c. p. 31) angeführt, der die Tüpfel als Intercellulargänge deutet: „Die Hülle besteht aus lauter kleinen Gallertzellen, zwischen denen die Thiere im Intercellulargange gelagert sind, so dass das Einzelthier in einer Hülle, aus mehreren Zellen gebildet, liegt, und diese Zellen immer mehreren Einzelthieren gemeinschaftlich als Hülle dienen." Bei Bütschli (p. 775) und Blochmann schliesslich wird als besonders charakteristisch für Volvox hervorgehoben, dass das Plasma sämmtlicher Zellen in organischer Verbindung steht, indem von jedem Zellleib sechs Plasmafäden gegen die Mitte der sechs Seiten der Zellhülle ausstrahlen und, diese durchbrechend, in die entsprechenden Fäden der sechs Nachbarzellen übergehen." Möglicher Weise hat hier die Ausdrucksweise Cohn's Veranlassung zu einem Missverständniss gegeben, weil Cohn auch in seinen neueren Arbeiten stets die Seitenwände der Gallerhülle als von den Tüpfelcanälen „durchbohrt" bezeichnet, ohne damit eine völlige Durchbrechnng zu meinen. Ich halte dies für um so wahrscheinlicher, als auch Drude (l. c. p. 65) nach Cohn die Einzelzellen von Volvox globator als durch Tüpfelcanäle durch die Gallertmembran hindurch verbunden bezeichnet. Merkwürdiger Weise hat Drude (l. c. p. 65) bei Volvox aureus niemals die Tüpfelcanäle erkennen können. An seinen Präparaten, die er mir gütigst zur Verfügung stellte, konnte auch ich, trotz bestem Willen und besten Systemen, keine solche finden, obwohl die Kugeln gut conservirt waren und jüngere ungeschlechtliche Colonieen vorstellten; freilich waren auch die Cilien nur ausnahmsweise noch zu sehen.

Die Bedeutung dieser Tüpfel erkannte zuerst Cohn richtig in ihrem vollen Umfang (Festschrift p. 16); auch Stein glaubte, dass sie dem directen Stoffaustausch von Zelle zu Zelle dienen. Die überraschende Massenzunahme des grünen Protoplasmas in den ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen bei ihrer so raschen Entwickelung zu Tochterfamilien, „während die ungeheure Mehrzahl der übrigen grünen Zellen während ihres ganzen Lebens an Masse nicht merklich zunimmt und auch mit Ausnahme eines winzigen Stärkekörnchens kein durch ihre chemische Thätigkeit erzeugter Stoff

zur Wahrnehmung kommt", legten Cohn den Gedanken nahe, „ob nicht die von der Gesammtheit der vegetativen Zellen während ihres Lebens producirten Bildungsstoffe (Kohlehydrate, Protoplasma, Chlorophyll) durch Stoffwanderung den acht Fortpflanzungszellen zu gute kommen, so dass die jungen Familien nicht ausschliesslich durch ihre Mutterzellen, sondern durch die vereinigte Arbeit der gesammten Zellfamilie ernährt werden". Gilt das hier, dann ist eine derartige Ernährung, wie dies Drude gethan hat, natürlich auch für die Antheridien und Oogonien anzunehmen. Für eine solche Stoffwanderung verschlägt es wenig, ob die Tüpfel die Mittellamelle wirklich durchbrechen, oder selbst hier durch eine äusserst dünne Gallertmembran unterbrochen sind, wie es thatsächlich der Fall ist.

Auf meine eigenen Untersuchungen über diesen Punkt komme ich erst später, bei den Geschlechtsorganen, zu sprechen. Hier sei nur noch kurz der Ansicht Gruber's gedacht, der in einem sehr beachtenswerthen Aufsatze[1]) die interessante Beobachtung mittheilt, „dass copulirende wie sich theilende Infusorien sich gerade wie ein Individuum bewegen, dass sie beide vollkommen übereinstimmende synchronische Bewegungen machen, so lange sie noch durch eine Plasmabrücke mit einander verbunden sind, ... dies beweist, dass die nervösen Leistungen im Infusorienkörper nicht an bestimmte Bahnen gebunden sind, dass die Willensäusserung jedes Protoplasmaelement gleichmässig beherrscht. Diese Annahme erklärt uns auch, wie es möglich ist, dass schwimmende Colonieen von Protozoen zweckentsprechende Bewegungen auszuführen im Stande sind. Betrachtet man z. B. eine Volvoxkugel, die aus vielen hunderten von Individuen bestehen kann, so sehen wir dieselbe in ihrer Bewegung sich nicht anders verhalten, als ein holotriches Infusorium, die Kugel schwimmt vor- und rückwärts, dreht sich im Kreise, hält still nach Bedürfniss, je nachdem ihr ein Hinderniss im Wege steht oder die Bahn frei ist. Da nun die Individuen an der Oberfläche einer Kugel stehen, können nicht alle mit ihren Geiseln nach derselben Richtung schlagen, sondern deren

1) A. Gruber, Beiträge zur Physiologie und Biologie der Protozoën. Freiburg 1886 (S.-A. aus den Berichten der Naturforschenden Gesellschaft in Freiburg i. B.), p. 22 und 23.

Bewegungen müssen sich compensiren, und bei einer in gerader Richtung schwimmenden Colonie sieht man die auf der linken Seite befindlichen nach links, die anderen nach rechts schlagen, so dass eine Strömung links, eine rechts an der Kugel entlang gleitet, wie dies schon Ehrenberg auf einer seiner Abbildungen durch Pfeile angedeutet hat. Es werden also alle Individuen der Colonie von einem gemeinsamen Willen beherrscht, der diffus an das Protoplasma gebunden ist und der nur deshalb in dieser Weise alle Glieder der Colonie umfassen kann, weil dieselben durch Protoplasmastränge unter sich verbunden sind. Ich bin überzeugt, dass diese Brücken zur Herstellung einer nervösen Einheit viel mehr dienen, als etwa zur wechselseitigen Ernährung der Einzelthiere."

Diese geistreiche Deutung der Verbindungsfäden scheint auf den ersten Blick unzulässig, wenn diese Verbindungsfäden, wie ich nachgewiesen habe, stets ununterbrochene Tüpfelcanäle sind. Trotzdem glaube ich, dass sie auch so noch durchaus zulässig ist, weil in diesen Tüpfeln zwischen benachbarten Zellen ein fortwährender Stoffaustausch stattfindet. Einen solchen „diffus an das Plasma gebundenen Willen" haben wir bei allen pflanzlichen Bewegungserscheinungen, bei den Vorgängen der Ernährung und des Wachsthums sowohl wie bei den Reizbewegungen, anzunehmen; über die Art und Weise der Fortpflanzung solch nervöser Reize wissen wir nichts. Wir kennen durch Russow, Gardiner u. A. in vielen Fällen plasmatische feinste Verbindungsfäden zwischen benachbarten Zellen, ob dieselben aber überall vorhanden sind, ist zunächst mehr als fraglich. Ueberall aber haben wir uns die Fortleitung der Reize von Zelle zu Zelle in denjenigen Bahnen zu denken, in denen die Stoffwanderung stattfindet, und das sind wohl zweifelsohne vornehmlich die Tüpfel.

---

10. Abschnitt.

Die Organe der ungeschlechtlichen Vermehrung.

Die ungeschlechtliche Vermehrung der Volvoxkugeln ist der Hauptsache nach genau bekannt und bereits von Leeuwenhoek

beobachtet. Goroshankin[1]) hat den Nachweis erbracht, dass die Entwickelung der Parthenogonidie zur jungen Tochterfamilie nach dem Gesetz der „radförmigen Theilung“ stattfindet, welche A. Braun[2]) für Eudorina festgestellt und für die übrigen Volvocineen als wahrscheinlich vermuthet hatte, und Cohn hat in den „Beiträgen zur Biologie der Pflanzen“, Bd. I, p. 96, seine irrigen Ansichten über diesen Punkt, die wir noch in der Festschrift antreffen, conform mit Goroshankin richtig gestellt. Eine eingehende Darstellung dieses Vorganges findet sich schliesslich bei Bütschli (l. c. p. 774), wo auch die schematischen Theilungsfiguren Goroshankin's reproducirt werden.

Die Zahl der Tochterkugeln wird bei Volvox globator auf acht als Regel angegeben, was ich bestätigen kann; bei Volvox aureus dagegen schwanken die Zahlen sehr: Stein in seiner ersten Mittheilung 1—9 (meist 4), im Flagellatenwerk[3]) 3 - 6 und noch weniger und ausnahmsweise 8, Kirchner[4]) 1—8 (meist 4), Drude[5]) sehr oft nur 4, viel öfter 7 oder 8, Blochmann[6]) 2—3. Ich selbst habe hier 1—14 Tochterkugeln gefunden, beide Extreme aber sehr selten bei entsprechend grossen resp. kleinen Colonieen. Im Uebrigen wechseln die Zahlen sehr, je nach Localität und Jahreszeit, bald vorwiegend 4, bald mehr, bis zu 7 annähernd gleich oft; weniger als 3 kommen stets nur bei einem kleinen Procentsatz vor, und ebenso 8. Mehr als 8 sind selten. Die Zahlen 4—7 sind ziemlich unabhängig von der Grösse der Kugel und der Gesammtzahl ihrer Einzelzellen.

---

1) Goroshankin, Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. Mittheil. d. kais. Ges. naturf. Freunde in Moskau, 1875 (russisch), ref. im bot. Jahresber. 1875, p. 27 ff.

2) A. Braun, Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin, 1875, p. 9 ff., abgedruckt in Bot. Ztg. 1875, p. 190 ff.

3) p. 124.

4) Kryptog. Flora v. Schlesien, II, p. 87.

5) l. c. p. 64.

6) l. c. p. 45; wie auch die Grössenangabe von 100 μ als Maximum zur Genüge zeigt, hat B. nur Zwergformen von V. aureus beobachtet.

Da die meisten Beobachter über die Vertheilung der Parthenogonidien schweigen, glaubt Bütschli, eine gleichmässige über die ganze Kugelfläche annehmen zu sollen. Cohn fand sie schon 1856 auf eine Hemisphäre beschränkt, und Carter stets ein Viertel frei. Auch ich habe die Tochterfamilien niemals gleichmässig vertheilt gefunden, sondern nur auf einer Hälfte, und zwar stets der bei der Bewegung nach hinten gerichteten, in ungefähr gleichem Abstande von einander. Nur bei besonders zahlreichen Tochterfamilien (8 und mehr) nahmen sie die hinteren zwei Drittheile ein. An dem bei der Bewegung nach vorn gerichteten Ende der Kugel stehen die vegetativen Zellen etwas weiter von einander entfernt, und nicht selten bildet hier das Zellennetz eine kleine, nicht durch mechanische Verletzung entstandene Lücke, die sich auch an den Tochterfamilien häufig als heller Fleck wahrnehmen lässt, die Stelle, wo bei dem Zusammenkrümmen der Zellfläche zur Hohlkugel ein vollständiges Zusammenschliessen nicht erreicht wurde.

Die Volvoxkugel mit ihren Tochterkugeln bewegt sich bald rechts, bald links herum rotirend wie eine Schwärmspore, bei welcher ja auch das Chromatophor stets an dem bei der Bewegung nach hinten gerichteten Theile liegt.

Die Weiterentwickelung der Parthenogonidien, die als solche erst kenntlich werden, wenn die Zelltheilung der Tochtercolonie beendet ist, findet in der Regel nach dem Austritt der Tochterkugeln statt. Die Parthenogonidien von Volvox aureus erreichen eine beträchtliche Grösse, ehe die Theilung beginnt, bis zu 15,5 μ habe ich gemessen bei ca. 5 μ grossen vegetativen Zellen. Nach Bütschli sollen sie den fünffachen, bei Volvox globator nur den doppelten Durchmesser der vegetativen Zellen erreichen. Die Theilung beginnt in der Regel nicht in allen Parthenogonidien gleichzeitig. Die gleiche Erscheinung beobachtete ich auch stets, wenn sie bereits vor dem Austritt der Tochtercolonieen sich zu theilen begannen, was in seltenen Fällen in besonders grossen Tochterkugeln vorkam, aber fast niemals über eine zweimalige Zweitheilung hinausging: einige Parthenogonidien waren zweimal, andere einmal und der Rest ungetheilt. Nur einmal beobachtete ich in einer Kugel

neben vierzelligen auch einige achtzellige Enkelcolonieen. Schliesslich verhielten sich im letzteren Falle auch die Tochterkugeln einer und derselben Muttercolonie ungleich, in einigen hatten die Parthenogonidien ihre Weiterentwickelung begonnen, in anderen dagegen nicht.

Die absolute Grösse, welche die Tochtercolonien beim Ausschlüpfen besitzen, ist bereits früher angegeben und dabei hervorgehoben worden, dass dieselbe ausserordentlich bei Volvox aureus wechselt. Als grösste relative Grösse der austretenden Tochterkugel fand ich bei Volvox globator $^1/_4$, bei Volvox minor sogar $^2/_5$ vom Durchmesser der Muttercolonie.

---

11. Abschnitt.

Das Ausschlüpfen der Tochterkugeln.

Der Vorgang der Geburt selbst wurde früher stets als ein Platzen oder Aufspringen der Mutterkugel geschildert, wobei die schon vorher beweglichen Tochterkugeln durch den Riss in's Freie geschleudert wurden. Eingehender untersucht ist derselbe erst 1880 an Volvox globator von Wills[1]), der zugleich die Art und Weise der Bewegung näher studirte. Ich habe es leider früher unterlassen, Wills' Angaben an Volvox globator zu prüfen, und zur Zeit, wo ich dieses schreibe, fehlt es mir an geeignetem Material. Wills' Originalarbeit war mir leider nicht zugänglich, weshalb ich das wichtigste aus dem botanischen Jahresbericht citire, weil, die Richtigkeit der Wills'schen Angaben vorausgesetzt, der Geburtsact bei beiden Arten recht verschieden verläuft: „Wenn eine imaginäre Axe durch eine Volvoxkugel gezogen wird und die fortschreitende Bewegung von einem angenommenen Nord- nach dem Südpole stattfindet, geht die rotirende Bewegung gewöhnlich von West nach Ost (links herum, im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers), und nur ausnahmsweise für einige Secunden in umgekehrter Richtung. Der

1) Wills, On the structure and life history of Volvox globator (Midland Naturalist III, Sept.—Oct. 1880, referirt nach Cooke, British fresh Water Algae 1882 im Bot. Jahresber. 1881, p. 367).



Punkt, wo die Mutterfamilie aufreisst und die jungen aus den Parthenogonidien entstandenen Tochterfamilien austreten, liegt dann immer am Nordpol. Kurz vor dem Austritt der jungen Familien nimmt die Mutterfamilie eine schwach birnförmige Gestalt an und öffnet sich dann langsam an ihrer Spitze. Die Oeffnung hat einen geringeren Durchmesser als die jungen Familien und wird bei dem Austreten derselben jedesmal ausgedehnt, um sich dann wieder zu contrahiren. Die Tochterfamilien rotiren nicht beim Austreten, sie werden dabei oft plötzlich auf eine Entfernung, die das Mehrfache ihres Durchmessers beträgt, hinausgetrieben. Sie bleiben dann einige Secunden bewegungslos an derselben Stelle. Darauf beginnen sie langsam zu rotiren und treiben fort. Die entleerte Mutterkugel bewegt sich nach der Geburt noch einige Zeit lang fort, in der Richtung von West nach Ost, das offene Ende nach hinten gerichtet. Um das reichliche Austreten junger Tochterfamilien beobachten zu können, genügt es, eine Anzahl Volvoxkugeln mit reifen Tochterfamilien in einen warmen Raum zu bringen."

Bei Volvox aureus habe ich den Austritt der Tochterfamilien im Anfang Juni mehrfach genau verfolgt, meist an Kugeln, die gerade vorher im Freien eingefangen waren. Die Tochterfamilien (6—8) hatten eine Grösse von 250 – 300 μ, die Mutterfamilien 600—700 μ. Brachte ich solche Kugeln auf den Objectträger in einen kleinen und flachen Wassertropfen, so begann das Ausschlüpfen kurze Zeit nachher. Die grosse Kugel hatte ihre Bewegung vollständig sistirt und auch die Tochterkugeln zeigten, mit Ausnahme von einer einzigen in der Nähe des „Nordpols" gelegenen, keine Bewegung. Letztere rotirte langsam und dehnte dabei das hintere Ende der grossen Kugel birnförmig aus, bis es sich mit breitem Riss öffnete und die junge Colonie entliess. Die Tochterfamilien traten in der Regel keineswegs alle an der gleichen Stelle aus (nur an kleineren Colonieen mit wenigen Tochterkugeln wurde dies beobachtet), schon bei der dritten wurde der Riss häufig auf den Durchmesser der Mutterkugel erweitert. Gleich nach dem Austreten der ersten Tochtercolonie beginnt die der Rissstelle zunächst liegende langsam in Bewegung zu gerathen, während die übrigen unbeweglich bleiben; sie rotirt langsam und unregelmässig und bohrt sich gleichsam einen Weg

in's Freie — von einem Herausgeschleudertwerden, wie bei Volvox globator, ist durchaus keine Rede —, um befreit sofort munter in's Weite zu schwärmen. Mitunter, wenn sich der Austritt etwas verzögert, kommt eine weitere Colonie in Bewegung und tritt wohl auch noch vor der ersten aus. Wo eine Bewegung der Muttercolonieen bei diesen Vorgängen beobachtet wurde, fand sie lediglich in Folge etwas starker Rotation der austretenden Tochterkugeln statt. Nach dem Austritt sämmtlicher Kugeln ist häufig die Mutter förmlich zerfetzt, weil jede auf ihrem eigenen Wege der Freiheit zustrebte, selbst ein mächtiger Riss wird von den benachbarten Tochterkugeln oft völlig ignorirt.

Etwas anders stellte sich die Sache beim Austritt viel kleinerer Tochterkugeln 150 (bis 200) μ aus kleineren Muttercolonieen (400 bis 500 μ). Hier blieb die Mutter während des Geburtsactes beweglich und die Tochterkugeln schlüpften eine nach der andern am „Nordpol“ durch ein grosses Loch aus. Die leere Mutterkugel schwamm dann wohl auch noch eine Zeit lang umher.

---

12. Abschnitt.

Die Bewegungsweise der Familien.

Bezüglich der Bewegungsweise weichen meine Befunde nicht unerheblich von denen Wills' ab. Bei Volvox globator ist allerdings die Linksdrehung die bevorzugtere, doch geht sie häufig und für längere Dauer in Rechtsdrehung über und des öfteren folgen sich derartige Umkehrungen in ziemlich kurzer Zeit mehrmals. Ein momentanes Stillhalten bei diesem Wechseln der Drehungsrichtung findet nur ausnahmsweise statt und meist schwimmt die Kugel ruhig und gleichmässig dabei weiter. Bei Volvox aureus fand ich keine Drehungsrichtung bevorzugt. Hier fand ich nicht selten einen solchen Wechsel in ganz kurzen Pausen, was sich wohl am anschaulichsten mit abwechselnd nach rechts und links gerichteten Schaukeln bezeichnen lassen dürfte. Bei Rotation auf der Stelle, ohne Vorwärtsbewegung, ist der „Nordpol“ fast stets vom Beschauer abgewendet, namentlich bei Colonieen mit älteren Tochterkugeln. Für die Be-

wegungen der geschlechtlichen Colonieen gilt genau das gleiche. Eine Rückwärtsbewegung habe ich nur selten und stets nur auf kurze Zeit wahrgenommen. Im Uebrigen hat schon Rösel angegeben, dass das „Kugelthier" sich bald rechts, bald links durch das Wasser wälze.

Die Rotationsaxe verläuft constant von vorn nach hinten und fällt stets mit der Körperaxe zusammen, wie sich besonders an ovalen Colonieen beobachten lässt. Als Körperaxe bezeichne ich dabei diejenige Linie, welche senkrecht durch den Mittelpunkt der Kugel geht, wenn dieselbe in Ruhe ihre Gleichgewichtslage angenommen hat (die Tochtercolonieen resp. Eier auf der unteren Hälfte). Der Mittelpunkt der Kugel bleibt constant in der Bewegungsrichtung, was der ganzen Bewegung den Charakter ausserordentlicher Gleichmässigkeit verleiht, die Rotationsaxe dagegen ist von hinten unten nach vorn oben leicht gegen die Bewegungsbahn geneigt. Die Sache ist dadurch etwas schwerer festzustellen, weil wir bei Volvox meist eine vollkommene Kugel haben, doch lässt sich diese Neigung durch die Bewegung der Parthenogonidien und Eier sehr gut erkennen. Ich war anfänglich geneigt, die Schwerpunktsverhältnisse des ganzen Systems für diese Neigung der Rotationsebene gegen die Bewegungsrichtung als allein maassgebend anzusehen, was zu den Bewegungen der grösseren Colonieen vollkommen passt. Merkwürdiger Weise zeigen aber alle Colonieen diese Erscheinung, von den allerkleinsten an, bei welchen die Parthenogonidien noch ungetheilt waren und die Rotation ausserdem so rasch und energisch erfolgte, dass keine mechanische Nöthigung dieser Art für die Schiefstellung ihrer Rotationsaxe vorzuliegen schien.

---

13. Abschnitt.

Die Organe der sexuellen Reproduction.

Die Organe der sexuellen Reproduction, schon vorher vielfach beobachtet, wurden zuerst von Cohn ihrer Natur nach richtig erkannt und richtig als Oogonium und Antheridium gedeutet. Hält man dies fest im Auge, dann fallen die Schwierigkeiten der Homologisirung, auf die Bütschli (p. 793) gestossen ist, von selbst.

Antheridium und Oogonium sind selbstverständlich homolog. Mit dem Oogonium darf man aber das Ei nicht identificiren, wie dies Bütschli gethan; zum Oogonium gehört noch die Gallerthülle, das Ei dagegen, die weibliche Geschlechtszelle, ist der ausgewachsene Protoplast des Oogoniums allein. Eine Verwechselung beider Dinge ist hier um so verzeihlicher, als eine eigentliche Eiballung, eine sichtbare Contraction (Verjüngung) des reifen Oogoniuminhaltes, wie bei den anderen oogamen Chlorophyceen, hier nicht stattfindet. Homolog sind dann ferner: die weibliche Geschlechtszelle, das nackte Ei und die männliche, das Spermatozoid.

Ein Moment, das, wie mir scheint, bisher niemals genügend gewürdigt wurde und das der Gattung Volvox allein unter allen oogamen Chlorophyceen zukommt, ist die ausserordentliche relative Grösse der Antheridien und Oogonien gegenüber den vegetativen Zellen resp. ungeschlechtlichen Individuen und das beträchtliche Wachsthum der Antheridien während der zur Bildung der Spermatozoen führenden Theilungsvorgänge. Ein directer Vergleich ist allerdings nicht möglich, weil wir keine Chlorophycee kennen, bei welcher das ganze Individuum zum Oogonium oder Antheridium wird. Da aber Volvox sich physiologisch wie ein Individuum verhält, und die Einzelindividuen sich ganz wie die Einzelzellen eines vielzelligen Organismus verhalten, so ist ein solcher Vergleich doch nicht ganz von der Hand zu weisen. Bei den Oedogonien, Bolbochaeten, Coleochaeten übertrifft das Oogonium in der Regel die vegetativen Zellen nicht unerheblich, aber niemals in dem Maasse wie bei Volvox, und die Antheridien vollends sind gewöhnlich beträchtlich kleiner als die vegetativen Zellen. Die Characeen, bei denen die Verhältnisse anders liegen, kann man wohl kaum zum Vergleich heranziehen, weil wir hier bereits Anfänge von Gewebebildung und damit weitgehende Arbeitstheilung und weitgehende Grössenunterschiede der Einzellen antreffen.

Im Uebrigen habe ich über die Geschlechtszellen nicht mehr viel hinzuzufügen. Die Grösse und Gestalt der Eier und Oosporen ist bei beiden Arten, von unbedeutenden Schwankungen abgesehen, durchaus constant, was gegenüber den sonstigen Variationen sehr zu bemerken ist. Die Eier sind dunkelgrün, und dadurch sind schon

die jungen Oogonien von den Parthenogonidien mit Leichtigkeit zu unterscheiden. Die Farbe der reifen Oosporen ist bei beiden Arten durchaus gleich, in Wasser beobachtet meist schmutzig rothbraun, im stärker lichtbrechenden Medium wie Glycerin oder Glyceringelatine, wo das Structurbild des Oosporeninhaltes sehr gegen das Farbenbild zurücktritt, rein orangeroth. „Goldgelbe“ Oosporen habe ich bei frischem Volvox aureus niemals gesehen, wohl aber verlieren lange Zeit dem Lichte ausgesetzte Präparate allmählich ihre Farbe, werden gelblich und schliesslich ganz farblos. Auffallend ist die geringe Resistenz reifer Oosporen von Volvox aureus gegen Druck. Das Auflegen eines Deckgläschens auf reife isolirte Oosporen in Wasser genügte, falls keine grösseren, als Stütze dienenden Gegenstände im Tropfen waren, um die beiden Membranen zu sprengen und das orangerothe Oel austreten zu lassen. In Folge dieser geringen Resistenz ihrer Membran werden auch die Oosporen massenhaft durch kleine Wasserthiere zerstört. Beim Eintrocknen zeigen die Oosporen von Volvox aureus eine andere auffallende Eigenschaft. Sie schrumpfen nämlich ganz ausserordentlich zusammen und sind dann sehr widerstandsfähig. Als ich diese Erscheinung zum ersten Male beobachtete, glaubte ich, die Oosporen seien zu Grunde gegangen, mit Wasser befeuchtet nahmen sie aber momentan wieder ihre frühere Gestalt an. Die kleinen linsenförmigen Wärzchen am Endospor, welche Kirchner beschreibt und abbildet, habe ich niemals wahrgenommen; möglich, dass sie erst bei der Keimung auftreten. Dagegen fand ich das gelblich gefärbte Exosporium häufig auf dem inneren Contour unregelmässig wellig, das farblose Endosporium niemals. Mit Jod und Schwefelsäure konnte auch ich weder hier noch sonst bei Volvox eine Cellulosereaction erzielen.

Die Keimung der Oosporen habe ich noch nicht beobachtet, doch dürfte da, nachdem Falkenberg[1]) an Volvox globator die Kirchner'schen, unabhängig von Hennegui[2]) an Volvox aureus gewonnenen Resultate vollkommen bestätigt und gefunden hat, dass bis zum

1) Falkenberg, Die Algen im weitesten Sinne in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. II, 1882, p. 238 und 287.

2) M. Hennegui, Germination of the Spores of Volvox dioicus in den Annals of natural history. V. Sér. tom. 3, 1879 reproducirt aus Bull. Soc. philomath. Paris, 27. Juli 1878.

Februar in Wasser belassene Sporen gerade so gut und zur gleichen Zeit wie bis dahin trocken gehaltene keimten, kaum mehr wesentlich Neues zu finden sein.

Die Antheridien von Volvox aureus sind vor Beginn der Theilung (ohne Gallerthülle) 9—12,5 μ gross. Die reifen Spermatozoenbündel — 18 μ (15—17,5 Kirchner). In den rein männlichen Colonieen im Frühjahr sind sie gewöhnlich etwas kleiner als in den proterogynen und gemischten im Herbste. Diejenigen von Volvox globator giebt Cohn auf 35—44 μ an, ich habe an einem Falkenberg'schen Präparate nur 23 μ gemessen. Die Zahl der Spermatozoen in einem Antheridium von Volvox globator wird von Goroshankin auf 32—64, von Cohn in der Festschrift auf 64—128 und in den Beitr. z. Biol. gar auf 128—356 (soll jedenfalls 256 heissen) angegeben, unterliegt also zweifellos sehr beträchtlichen Schwankungen; ihre Grösse von Cohn auf 5—6 μ. Bei Volvox aureus fand Kirchner 16 Spermatozoen, ich selbst 8, 16 und 32 und zwar in kräftigen Colonieen vorwiegend die letztere Zahl, 8 waren überhaupt selten. Die Zahlen schwankten häufig in einer und derselben Colonie. Im Bündel maassen die Spermatozoen $7^1/_2$—9 μ der Länge nach, isolirt 8,5—12,5 μ bei einer Dicke von 2,5—3 μ (Kirchner 10—13 μ Länge bei 3,3 μ Dicke); sie sind also, wie auch die vegetativen Zellen, erheblich grösser als die von Volvox globator. Die Farbe der Spermatozoen ist nach Cohn bei Volvox globator eine gelbliche, bei Volvox aureus erscheint zwar die ganze männliche Colonie bei schwächerer Vergrösserung hell bräunlich gelb, das einzelne Spermatozoid aber bei starker Vergrösserung im hinteren Ende grünlich, wie dies auch Kirchner abbildet, und zwar erkannte ich deutlich ein blassgrünes, bandförmiges, seitlich gelagertes Chromatophor, das am hinteren Ende mitunter auf eine kurze Strecke umgeschlagen war (Fig. 15). Die beiden Cilien, ca. $1^1/_2$ mal so lang wie der übrige Körper, stehen stets terminal an dem beweglichen Schnabel, an dessen Basis ein deutliches rothes Stigma liegt. In der Nähe desselben fand ich stets zwei kleine, rhythmisch abwechselnde contractile Vacuolen (contractile Vacuolen hat Bütschli [p. 792] hier noch als fehlend verzeichnet). Im grünen,

dicken Ende lagen meist zwei grössere, gewöhnliche Vacuolen. Die Spermatozoiden von Volvox globator konnte ich noch nicht selbst untersuchen; nach dem, was ich an Volvox aureus gefunden, ist es mir zweifelhaft, ob Cohn's Beschreibung völlig zutrifft. Die Theilung der Antheridien bis zum 16zelligen Stadium ist von Goroshankin zuerst untersucht und gleichfalls „radförmig" befunden worden; ich fand das Gleiche (vergl. Fig. 7—25), ehe ich Goroshankin's Arbeit kennen lernte. Das Chromatophor liegt bei diesen Theilungen stets an der freien Seitenwand der Zellen und rückt erst später auf die Unterseite. Die Antheridien theilen sich nicht alle gleichzeitig; während am „Nordpol" die meisten Täfelchen bereits 32zellig sind, kommt man, zum „Südpole" vorschreitend, häufig successive zu allen jüngeren Stadien (Fig. 6). Der Austritt der Spermatozoiden beginnt stets am hinteren Ende und erfolgt stets in Bündeln, die sich nach einiger Zeit, ihren Verband mehr und mehr lockernd, allmählich in einzelne Spermatozoiden auflösen.

Den Vorgang der Befruchtung direct zu beobachten, ist mir leider niemals gelungen, obwohl ich die „centrumbohrerähnlichen" Bewegungen der Spermatozoiden häufig genug sah. Nach erfolgter Befruchtung scheint sich das Ei etwas zu contrahiren; an unbefruchteten Eiern fand ich häufig einen Durchmesser von 70 μ, während die reifen Oosporen nur selten über 60 und nie über 66 μ hinausgingen. Die Reifung der Oospore erfolgt ziemlich rasch, etwa in einer Woche, entweder im Körper der Muttercolonie, oder isolirt, wenn die Muttercolonie sich schon früher aufgelöst hatte.

---

14. Abschnitt.

Die bei den Einzelcolonieen vorkommenden Combinationen in der Zusammensetzung aus sterilen und fertilen Zellen.

In der Vertheilung der Reproductionsorgane auf die Einzelcolonieen sind theoretisch eine Reihe von Combinationen möglich, je nachdem nur eine einzige Art oder gleichzeitig mehrere in einer und derselben Colonie vorkommen. Die bisherigen Untersuchungen führen nur wenige der theoretisch möglichen Combinationen

als thatsächlich vorkommend an, und hier erleiden unsere bisherigen Anschauungen durch meine Untersuchungen die erheblichsten Modificationen.

Nach Cohn (Festschrift p. 10) sollen sich niemals die drei Arten von Fortpflanzungszellen in einem Coenobium finden, und auch sonst (l. c. p. 25) herrscht bei Volvox das Gesetz des Generationswechsels allgemein, „wonach eine Familie mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung keine geschlechtliche Zellen hervorbringt, sondern geschlechtliche und geschlechtslose Fortpflanzung verschiedenen Generationen eigen sind". Doch fand Cohn einmal eine Kugel von Volvox aureus, in welcher sich ausser vier geschlechtslos erzeugten Tochterfamilien auch ein paar Spermatozoidenbündel entwickelt hatten, was er jedoch als Ausnahme von obigem Gesetze bezeichnet. Hennegui[1]) fand dagegen in einer grossen Zahl der Colonieen mit vegetativ erzeugten Tochterkugeln auch Antheridien. Nähere Angaben über die Zahl der letzteren hat er jedoch nicht gemacht.

Meine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf Volvox aureus, an Volvox globator konnte ich aus Mangel an geeignetem Material zu der Zeit, wo ich bei Volvox aureus zu so überraschenden Resultaten gekommen war, nicht zu einem erschöpfenden Abschlusse gelangen.

Stein und Cohn fanden bei Volvox aureus rein ungeschlechtliche Colonieen mit asexuell (aus Parthenogonidien) hervorgegangenen Tochterkugeln und diöcische Geschlechtscolonieen, rein weibliche mit einigen Eiern und rein männliche mit zahlreichen (bis 100) Spermatozoidenbündeln. Kirchner glaubte anfänglich dies bestätigen zu können, bei länger fortgesetzter Beobachtung fand er aber, „dass an solchen Familien, welche Oogonien trugen, nach der Befruchtung der letzteren sich regelmässig Antheridien ausbildeten, deren Spermatozoiden später die Oogonien anderer, etwas jüngerer Familien aufsuchten". Nur in seltenen Fällen beobachtete er, dass Antheridien sich auch innerhalb solcher Familien bildeten, die nur noch vegetative Zellen besassen. Er glaubte so als Regel aufstellen zu dürfen, dass jede Geschlechtsfamilie erst einen rein weiblichen, später einen

---

1) Hennegui, Sur la reproduction du Volvox dioique in Comptes rendus, Bd. 83, I, 1876, p. 287—291.



männlichen Zustand durchmacht, dass also Proterogynie vorliege. Diese Beobachtungen Kirchner's sind übrigens nur beiläufig gemacht, der Schwerpunkt der schönen Arbeit liegt in der hier zum ersten Male richtig beobachteten Keimung der Oosporen. Kirchner übersah völlig, dass sich seine Resultate nicht recht mit den klaren Angaben Stein's vertragen. Stein fand weder in den weiblichen Colonieen nachträglich Antheridien, was sich noch als Versehen auffassen liesse, noch, was die Hauptsache ist, in den männlichen befruchtete Eier, die doch nothwendig vorhanden gewesen sein müssten, wenn beide Forscher die gleichen Formen beobachtet hätten. Ausserdem schliessen Stein's Angaben über die Entstehung der männlichen Colonieen jeden Zweifel aus. Kirchner hat es leider unterlassen, die Zahl der Spermatozoidenbündel in den von ihm untersuchten Geschlechtscolonieen anzugeben, und so einen weiten Spielraum für Vermuthungen gegeben.

Auf Grund der Kirchner'schen Arbeit wurde Volvox aureus fast allgemein die Diöcie abgesprochen und Stein gerieth ziemlich in Vergessenheit (Drude, Bütschli, Hansgirg). Blochmann, der die Unmöglichkeit, Kirchner's Deutung kurzer Hand als eine Modification der Stein'schen Angabe aufzufassen, klar erkannte, glaubte Kirchner dahin interpretiren zu müssen, dass Volvox aureus „nach der Eiablage“ männlich werde, ein Vorgang, der in Wirklichkeit niemals stattfindet. Bütschli kommt übrigens, objectiv und kritisch wie er schreibt, auf Grund der in der Litteratur vorliegenden Angaben (besonders Stein und Carter) und Kirchner's eigenen Bemerkungen von gelegentlich beobachteten rein männlichen Individuen von Volvox aureus zu der richtigen Ansicht, „dass die Geschlechtsverhältnisse des Volvox aureus wohl noch etwas complicirter sind, als wie Kirchner sie sich dachte“.

Ich selbst habe bezüglich der Vertheilung der Reproductionsorgane fast sämmtliche möglichen Combinationen angetroffen, die ich hier der Uebersichtlichkeit halber zunächst einmal der Reihe nach aufzählen will:

1. rein vegetative Colonieen mit Parthenogonidien (resp. aus denselben hervorgegangenen Tochtercolonieen),
2. vorwiegend vegetative Colonieen mit Parthenogonidien und ca. 1—2 Dutzend Spermatozoidenbündeln,

3. vorwiegend vegetative Colonieen mit Parthenogonidien und vereinzelten Eiern (1—2),
4. rein männliche Colonieen (= Sphaerosira Volvox Ehr.) mit ausserordentlich zahlreichen Antheridien (mindestens 100),
5. rein weibliche Colonieen,
6. vorwiegend weibliche Colonieen mit vereinzelten (1—2) Parthenogonidien,
7. monöcisch proterogyne Colonieen,
8. monöcisch proterogyne Colonieen mit einzelnen Parthenogonidien, resp. vorwiegend vegetative Colonieen mit Parthenogonidien und vereinzelten Eiern und Spermatozoidenbündeln.

Nur monöcisch-proterandrische Colonieen und Sphaerosiren mit vereinzelten Eiern oder Parthenogonidien kamen niemals zur Beobachtung.

Anfänglich hatte ich angenommen, dass es sich bei der hier aufgeführten Geschlechtervertheilung von Volvox aureus möglicher Weise um die Confundirung von zwei im Uebrigen sehr ähnlichen Arten[1]) handeln dürfte, eine Vermuthung, die dadurch eine gewisse Stütze erhielt, dass Volvox aureus und globator in der That sehr häufig gemeinsam in den gleichen Tümpeln vorkommen und darum schon oft mit einander verwechselt worden sind. Der Haupteinwand dagegen und meiner Ansicht nach völlig genügende Beweis für die Zugehörigkeit all der verschiedenen Formen zu einer einzigen Species liegt, abgesehen von der vollkommenen Uebereinstimmung der vegetativen Zellen, in der ausserordentlichen Constanz der Oosporen dieser sonst so variabeln Gattung. Nur ganz minimale Abweichungen konnten hier bei zahllosen Individuen beobachtet werden. Bau, Gestalt und Grösse der Oosporen liefern aber die vornehmsten Speciesunterscheidungsmerkmale bei den oogamen Chlorophyceen. Und

---

1) Bütschli vermuthet, dass bei Eudorina, wo Goroshankin und Goebel (Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie, p. 43) Diöcie, der ältere Beobachter Carter dagegen Monöcie angegeben hatte, wahrscheinlich verschiedene Arten vorgelegen haben, doch lässt er es dahingestellt, ob diese Differenz nicht vielleicht auf Variationen derselben Species beruhe. Nach dem, was ich bei Volvox gefunden, scheint es mir viel wahrscheinlicher, dass auch Eudorina einen ähnlichen Wechsel der Geschlechtervertheilung besitzt, und ich hoffe, dies im nächsten Jahre feststellen zu können.



schliesslich habe ich diesen Sommer sämmtliche Combinationen nach einander an der nämlichen Localität, wo ich Volvox aureus angesiedelt hatte, zu verschiedenen Zeiten gefunden.

Wir haben also bei Volvox aureus einen ganz eigenartigen Wechsel in der Geschlechtervertheilung, welcher einzig in seiner Art sein dürfte. Ueber die Ursache desselben lässt sich zur Zeit nichts Positives angeben, da es damals zu spät war, Experimente darüber anzustellen, als ich mir selbst über diese eigenthümliche Erscheinung klar geworden war. Nur so viel lässt sich zur Zeit behaupten, dass dieser Wechsel von der Jahreszeit abhängig ist, oder besser gesagt, mit dem Wechsel der Jahreszeit coincidirt; ehe ich aber näher hierauf eingehe, will ich zunächst die verschiedenen Combinationen etwas näher besprechen.

Die Zahl der Oosporen in den weiblichen Colonieen schwankt in ganz ähnlicher Weise wie die der Tochterfamilien in den rein vegetativen. Stein hat 3—6, nie mehr als 8, Drude meist 8, Cohn, Kirchner und Hansgirg 6—10, meist 8 gefunden. Als Durchschnittszahlen sind die Stein'schen am besten. Im Uebrigen schwanken die Zahlen je nach dem Vorkommen; wo Volvox aureus klein bleibt, finden sich nur wenige, meist 3 und 4, wo er gross wird, meist 5—8. Die Zahl 8 kommt überall nur einem geringen Procentsatz zu. Noch höhere Zahlen kommen nur selten vor, als Maximum habe ich 15 gefunden (bei Volvox globator im Juni 64).

Die rein männlichen Colonieen sind, wie schon Stein behauptete, mit Ehrenberg's Sphaerosira identisch. Ehrenberg's Abbildung ist allerdings nicht sehr berühmt, und so ist es zu erklären, wie Cohn sie als eine junge Geschlechtscolonie von Volvox globator mit zahlreichen Oogonien und Antheridien deuten konnte. Was dagegen Perty[1]) als Sphaerosira Volvox beschreibt und abbildet, sind sicher junge weibliche Colonieen von Volvox aureus, wie die grosse Distanz der Einzelzellen und die geringe Zahl (5, andere 4—1) von primären, ungetheilten Kugeln im Innern auf's Deutlichste zeigt. Was Perty zu seiner irrigen Annahme brachte, war das

1) M. Perty, Zur Kenntniss kleinster Lebensformen der Schweiz, Bern 1852, p. 177, Taf. 11, Fig. 7.



(scheinbare) Fehlen der Verbindungsfäden und der leicht verzeihliche Beobachtungsfehler einer „einzigen" Cilie.

Stein lieferte zuerst den unzweifelhaften Nachweis, dass Sphaerosira Volvox in den Entwickelungskreis von Volvox aureus als dessen männliche Colonie gehöre an einem Material, das nur Sphaerosira Volvox und Volvox aureus (nicht aber V. globator) enthielt. Es gelang ihm in einzelnen vegetativen Colonieen von Volvox aureus, einzelne Tochtercolonieen durch den Nachweis zahlreicher in Theilung begriffener Antheridien als junge Sphaerosiren zu legitimiren. Stein fand meist 1, seltener 2 (—3) Sphaerosiren auf 3—6 Tochterfamilien mit 3—6 grossen ungetheilten Zellen, wesshalb er jene, ob mit Recht soll dahingestellt bleiben, als weibliche Colonieen ansieht. Stein war auf die richtige Abstammung der Sphaerosiren durch die Beobachtung junger, frei schwimmender Spharosirastöcke mit nur 30—40 noch wenig in der Theilung vorgeschrittener Antheridien gekommen, die noch nicht grösser waren, als die gewöhnlichen reifen Tochtercolonieen. Ungenau ist dagegen Stein's Angabe, dass die Sphaerosiren ihre volle Ausbildung nicht in der Muttercolonie erlangen sollten, sondern erst nachdem sie durch Platzen derselben frei geworden seien, was namentlich durch die sehr viel grösseren und mit zahlreicheren Antheridien versehenen Sphaerosiren bewiesen würde, die er frei umherschwimmend beobachtete. Wie meine Tafel zeigt, schwankt die Grösse der ausgewachsenen Sphaerosiren sowohl wie die Zahl der Antheridien ganz ausserordentlich. Die Weiterentwickelung der Antheridien erfolgt gerade wie diejenige der Parthenogonidien erst nach dem Ausschlüpfen der (männlichen) Tochtercolonieen, und gerade wie bei den ungeschlechtlichen Colonieen erfährt hier die Anzahl der Antheridien und vegetativen Zellen nach dem Ausschlüpfen keine Vermehrung. Die Antheridien repräsentiren im Durchschnitt ein Drittel sämmtlicher Zellen einer Colonie, weniger wie ca. 100 habe ich nie beobachtet, meist einige hundert (bis 600) und in vereinzelten Fällen noch beträchtlich mehr (bis 1100). Die schiefe Lage, welche viele Antheridien resp. Spermatozoidenbündel, bereits ehe sie sich zu bewegen anfangen, in der erwachsenen Sphaerosira einnehmen, rührt vom Platzmangel an der Oberfläche der Kugel her.

---

15. Abschnitt.

Die räumliche Vertheilung der Reproductionsorgane in den verschiedenen Colonieen.

Ueber die räumliche Vertheilung der Sexualzellen und Parthenogonidien in den einzelnen Colonieen gehen die Ansichten wiederum auseinander; für die Parthenogonidien wurde dies schon früher erwähnt, aber auch die Eier beider Arten und die Antheridien von Volvox aureus fand ich stets auf die bei der Bewegung nach hinten gerichtete Hälfte resp. die hinteren zwei Drittel beschränkt. Ehrenberg zeichnet die Antheridien seiner Sphaerosira gleichmässig über die ganze Kugel vertheilt, das Gleiche giebt Busk und Stein an[1]), und auch Williamson hat ausdrücklich bemerkt, dass jedes einzelne Individuum zur Fortpflanzung verwendet werden könne. Stein spricht von regelmässig zerstreuten Eiern.

Dies erscheint bei einem relativ so leicht zu constatirenden Phänomen auf den ersten Blick sehr befremdlich, denn ungenügende Beobachtung kann hier kaum zur Erklärung hinreichen. Der Grund für diese Uneinigkeit scheint mir, abgesehen von dem geringen Werthe, den man der Sache überhaupt beilegte, darin zu liegen, dass die Beobachtungen theils an lebendem Material, theils an fertigen Präparaten oder wenigstens getödteten Colonieen angestellt wurden, und diese sind allerdings geeignet, den wahren Sachverhalt zu verschleiern. Die Fortpflanzungsorgane liegen stets in dem hinteren Theile der Colonie, der vordere ist stets frei davon. Es ist nun eine leicht begreifliche Erscheinung, dass Präparate sich dem widersprechend verhalten, namentlich wenn man mit schwachen Vergrösserungen untersucht. Die getödtete, meist völlig kugelförmige Colonie nimmt eine ihren Schwerpunktsverhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage im Flüssigkeitspräparate ein, und da liegt selbstverständlich die schwerere, Parthenogonidien resp. Tochtercolonieen, Eier oder Antheridien enthaltende Hälfte unten; es erscheinen dann die Repro-

1) Die von Stein in seinem Infusionswerk, Bd. III, Abth. I, versprochene Supplementtafel, welche wichtige, erst nach dem Stiche der Tafeln zu obigem Bande gemachte Beobachtungen über die sexuelle Reproduction von Volvox aureus bringen sollte, ist leider niemals erschienen.



ductionsorgane gleichmässig auf dem Kreise des Gesichtsfeldes vertheilt. Bei den ovalen Sphaerosiracolonieen dagegen ist die Seitenansicht die gewöhnlichere.

---

16. Abschnitt.

Die Arbeitstheilung in den Colonieen (die Ernährungsgenossenschaft).

Die Uebersicht über die verschiedenen Combinationen, die in der Zusammensetzung der Colonieen auftreten, zeigt uns, dass nur solche Colonieen zur Ausbildung gelangen, welche in irgend einer Weise zur Erhaltung der Art beitragen. Vegetative Colonieen, welche aus lauter theilungsunfähigen, morphologisch und physiologisch gleichwerthigen Zellen beständen, kamen niemals zur Beobachtung. Die Zahl der Parthenogonidien und Eier kann auf 1 reducirt sein, dieses eine aber fehlt nie. Diese Uebersicht zeigt uns ferner, dass keine Colonieen auftreten, die lediglich aus Geschlechtszellen bestehen. Auch in den meistbegünstigten männlichen Colonieen, wenn der Ausdruck gestattet ist, in denen, welche relativ die meisten Spermatozoidenbündel erzeugen, besteht doch mindestens die Hälfte, meist aber zwei Drittel aller Zellen aus theilungsunfähigen, rein vegetativen, während die beiden anderen Arten von Reproductionszellen nur in verschwindender Minderheit auftreten. Dies legt uns aber in Verbindung mit anderen darauf hinweisenden Beobachtungen die Vermuthung nahe, dass die Reproductionszellen zu ihrer völligen Ausbildung, zu ihrer Reife, die Beihülfe der vegetativen Zellen nöthig haben, eine Beihülfe, die wir als Ernährungsbeihülfe aufzufassen haben. Die Geschlechtsindividuen leben dann, vom physiologischen Standpunkte aus betrachtet, als eine Art Halbparasiten — sie besitzen ja Chlorophyll und erzeugen demgemäss einen Theil ihrer Substanz durch eigene Assimilationsthätigkeit —, zum Theil auf Kosten der vegetativen Zellen, welche sich dabei erschöpfen. Für diese Auffassung scheinen mir, ausser dem bereits von Cohn hervorgehobenen Umstande, dass die Protoplaste der vegetativen Zellen während der raschen Entwickelung der Reproductionsorgane

selbst nicht mehr weiter wachsen und auch keine nennenswerthe Mengen von Assimilationsproducten aufspeichern, noch ganz besonders folgende Erwägungen zu sprechen:

Es ist bekannt, dass die ungeschlechtlichen Colonieen nach dem Austritt der Tochterkugeln, die männlichen nach der Entlassung der Spermatozoiden, die weiblichen nach der Befruchtung der Eier ausserordentlich rasch zu Grunde gehen. Es muss also eine derartige Erschöpfung der vegetativen Zellen stattgefunden haben, dass dieselben nunmehr zum Weiterleben nicht mehr die nöthige Kraft besitzen. Bei den beiden ersteren Colonieen kommen allerdings noch die groben mechanischen Verletzungen hinzu, welche die ganze Colonie beim Ausschlüpfen der jungen Tochterfamilien sowie der Spermatozoidenbündel erleidet, während bei den weiblichen Colonieen durchaus kein äusserer Anlass zum raschen Zerfall nach der Reife der Oosporen vorliegt. Diese Colonieen rotiren allerdings mitunter noch ganz lebhaft, wenn die Oosporen schon roth geworden sind, doch niemals länger als 1—2 Tage. Bei besonderer Grösse und Zahl der Tochtercolonieen löst sich die Muttercolonie sofort nach der Geburt auf; besitzen jene geringere Grösse bei der Geburt, so schwimmt die entleerte Mutterkugel noch einige Zeit lang umher. Für die ernährende Thätigkeit der vegetativen Zellen spricht ferner, dass jene während der Reife der Reproductionsorgane gewöhnlich kleiner, ärmer an Chlorophyll, ärmer an Plasma werden, Erscheinungen, die im Frühsommer, der Zeit, wo die Reproduction am raschesten vor sich geht, am auffallendsten sind. Dies ist wohl auch der Grund für das vielfach beobachtete (scheinbare) Fehlen oder Undeutlichwerden der Tüpfelcanäle, die Verbindungsfäden sind so plasmaarm geworden, dass sie sich nur noch schwierig nachweisen lassen. Auch beobachtete ich nicht selten junge, zum Ausschlüpfen reife Tochterkugeln, deren Zellen also bereits die definitive Zahl erreicht haben, deren Protoplaste nicht unerheblich grösser waren, als diejenigen der vegetativen Zellen der Muttercolonie. Dann gehört die ausserordentliche Grösse von Antheridien und Oogonien, die Volvox allein zukommt, und das beträchtliche Wachsthum der Antheridien während ihrer Theilung hierher, sowie die sehr zahlreichen Verbindungsfäden (vergl. Fig. 26), welche von den jungen Eiern zu den benachbarten

vegetativen Zellen führen, die anders als Nahrungsbahnen kaum zu erklären sein dürften. Die grössere Lebensenergie der (noch nicht erschöpften) vegetativen Zellen vor der Weiterentwickelung der Reproductionsorgane tritt umgekehrt dann klar an's Licht, wenn in einer Volvoxcultur die Verhältnisse für das weitere Gedeihen der Pflanzen anfangen, ungünstig zu werden, z. B. durch beginnende Fäulniss kleiner Thierleichen. Da gehen stets die grossen, weiter entwickelten Colonieen zuerst zu Grunde, während die kleinen, in denen die Theilung der Reproductionsorgane nicht oder kaum begonnen hatte, stets einige Tage länger aushielten und selbst in ziemlich übelriechendem Wasser noch lebend anzutreffen waren.

Der Colonialverband bei Volvox ist übrigens bereits ein so fester, dass die vegetative Einzelzelle, die sich in der Colonie nicht mehr weiter theilt, auch die Fähigkeit zum selbstständigen Leben und zur selbstständigen Weiterentwickelung verloren hat, wenn sie durch irgend einen Zufall isolirt wird, was beim Ausschlüpfen der Tochtercolonieen und Spermatozoiden häufig vorkommt und leicht zu beobachten ist. Derartige isolirte Zellen gehen sicher nach kurzer Zeit zu Grunde, was zwar nicht direct nachgewiesen ist, aber daraus mit Sicherheit sich entnehmen lässt, dass niemals Gebilde gefunden wurden, die man als ein Regenerationsstadium solcher isolirter Zellen hätte deuten können. In dieser Unfähigkeit der isolirten vegetativen Zellen, selbstständig weiter zu leben[1]), die sicher zum Theile wenigstens auf die vorangegangene Erschöpfung zurückzuführen ist, finde ich einen weiteren Beweis für die einseitige Ernährungsgenossenschaft, die wir in der Volvoxcolonie vor uns haben. Wir können, wenn ein kühner Vergleich gestattet ist, die Ernährungsverhältnisse in einer Volvoxcolonie einigermaassen denen eines Bienen-

1) Bei Gonium pectorale (Bütschli p. 778) verlassen häufig einzelne Individuen die Colonie und schwärmen als chlamydomonasartige Wesen frei umher, manchmal lösen sich ganze Colonieen in Einzelwesen auf. Ich habe diese Erscheinung hier und bei Gonium sociale (tetras) gleichfalls häufig beobachtet. Das Schicksal dieser isolirten Zellen ist zwar nicht weiter direct verfolgt, nur bei zweizelligen Täfelchen ist man niemals sicher, ob hier ein Zerfalls- oder Regenerationsproduct vorliegt, doch scheint mir, so lange das Gegentheil nicht bewiesen ist, kein Grund vorhanden, diesen isolirten Zellen eine Weiterentwickelung abzusprechen, weil hier die Trennung spontan erfolgt und ausserdem sämmtliche Zellen morphologisch und physiologisch vollkommen gleichwerthig sind.

volkes an die Seite stellen. Wie dort die Drohnen und die Königin von den weit zahlreicheren Arbeitsbienen, so werden hier die für die Fortpflanzung bestimmten Individuen, die Antheridien und die Eier, sowie die ihnen physiologisch gleichwerthigen Parthenogonidien von den vegetativen Zellen zum weitaus überwiegenden Theile ernährt. Ich habe Eier und Parthenogonidien physiologisch gleichwerthig genannt, weil aus beiden in ganz gleicher Weise eine junge Tochtercolonie den Ursprung nimmt. Der Unterschied beruht ja auch nur darin, dass das befruchtete Ei eine längere Periode der Ruhe vor der Weiterentwickelung durchmacht, während sich die Parthenogonidien sofort theilen.

---

17. Abschnitt.

Die Beziehungen der Reproductionsorgane zur Segmentation der jungen Volvoxkugel (Trennung des Keimplasmas von der somatischen Substanz).

Ueber die erste Anlage der Reproductionsorgane und speciell über den Zeitpunkt, an welchem sich die somatischen Zellen von den zur Reproduction bestimmten trennen, lässt sich nicht viel sagen; Cohn glaubte, obwohl er selbst keine Regel erkennen konnte, die gleichmässige Vertheilung der Geschlechtszellen mache es nicht unwahrscheinlich (l. c. p. 105), dass bestimmte Segmente[1]) der in Theilung begriffenen Zellfamilie Geschlechtscharakter annehmen, im Gegensatz zu Williamson und Stein, welche glaubten, jede Zelle könne zur Fortpflanzung verwendet werden. Letztere Ansicht, in einer Colonie mit so weitgehender Arbeitstheilung an und für sich schon wenig wahrscheinlich, wird auf's Bestimmteste widerlegt durch den Nachweis zahlreicher Tüpfelcanäle, also frühzeitig sich differenzirender Gebilde an den jungen Oogonien von Volvox aureus. Das Fehlen von Reproductionsorganen in dem bei der Bewegung nach

---

1) Bei der monöcischen Form von Eudorina elegans hat Carter (Annals of natural history, 3 ser., vol. 2) 1858 nachgewiesen, dass stets die vier vorderen Zellen der 32zelligen Familie zu Antheridien, die 28 hinteren zu Oogonien werden.

vorn gerichteten Drittel deutet auf eine frühzeitige Absonderung einiger rein somatischer Segmente hin, während die beträchtlichen Schwankungen in der Zahl der Eier und Parthenogonidien, die stets durch eine Anzahl ungeschlechtlicher Zellen von einander getrennt erscheinen, und die grosse Differenz zwischen der Zahl dieser Fortpflanzungsorgane und der der Antheridien auf eine sehr wechselnde Zahl von generativen Segmenten einerseits und auf eine Sonderung in Segmenten sehr verschiedener Ordnung andererseits schliessen lassen, je nachdem Eier und Parthenogonidien oder Antheridien gebildet werden sollen. Welche Segmente überhaupt zur sexuellen oder asexuellen Reproduction verwendet werden und welche nicht, darüber lehrt die directe Beobachtung der sich theilenden Parthenogonidien oder der keimenden Oosporen nichts. Alle durch die radförmige Theilung entstandenen Segmente vermehren sich anscheinend in gleicher Weise durch successive Zweitheilung, bis die definitive Zellenzahl erreicht ist, und dann erst lässt sich Zahl, Lage und Natur der Reproductionsorgane bestimmen.

---

18. Abschnitt.

Der zeitliche Wechsel in der Geschlechtervertheilung bei Volvox aureus.

Den zeitlichen Wechsel in der Geschlechtervertheilung deuteten Cohn und Stein auf Grund ihrer Beobachtungen als einen Generationswechsel derart, dass die gewöhnlichen und oft lange Zeit hindurch allein vorkommenden Kugeln, nach denen ursprünglich beide Arten benannt wurden (V. globator und minor), geschlechtslos seien und sich lediglich durch die aus Parthenogonidien hervorgegangenen Tochtercolonieen fortpflanzten, die wieder vollkommen den Muttercolonieen gleichen und sich wie diese vermehren. Dann erscheinen plötzlich, am Ende der Vegetationszeit (Herbst), oder, wenn die Localität der Austrocknung ausgesetzt ist, schon früher, die geschlechtlichen Colonieen, indem die ungeschlechtlichen Colonieen anstatt der gewöhnlichen Tochtercolonieen eine andere Generation von Tochtercolonieen hervorbringen.

Damit stimmen aber schon die Litteraturangaben über die Fundzeiten der Geschlechtscolonieen herzlich schlecht, denn es ist nicht anzunehmen, dass all die Localitäten, an denen Volvox zu einer vorschriftswidrigen Zeit fructificirte, vorzeitiger Austrocknung ausgesetzt gewesen seien, was denn auch, wie ich gefunden habe, durchaus nicht nothwendig ist. Um nicht zu weitschweifig zu werden, seien hier nur noch Ehrenberg und Stein citirt. Die Angaben Ehrenberg's über Volvox globator bleiben unberücksichtigt, weil hierunter nur die ungeschlechtlichen Colonieen beider Arten zu verstehen sind, über die Geschlechtscolonieen = Volvox stellatus Ehr. macht er keine Angaben, Stein fand ihn im August (Cohn im Herbst). Sphaerosira Volvox wurde von Ehrenberg nur im Frühjahr (Mitte April, Mitte bis Ende Mai) gefunden, als Vorläufer an Orten, wo Volvox globator häufig erscheint, von Stein dagegen mit Volvox aureus zusammen im Herbst an einer den grössten Theil des Jahres trocken liegenden Localität, welche damals kaum eine Hand hoch mit Wasser gefüllt war; im August und September fand Stein den Volvox aureus (♀ Colonieen) ohne Sphaerosiren in einem Torfstich. Ehrenberg endlich fand den Volvox aureus (= ♀ Colonieen) am 19. Juli und 13. October in Torflachen bei Berlin, im Juni in einem Bassin des Thiergartens, am 1. und 30. April und am 7. Mai ebenda, und bei den Pulvermühlen den ganzen Sommer hindurch bis in den December.

Fast alle bisherigen Funde von Sexualcolonieen beider Volvoxarten im Freien müssen mit einer gewissen Vorsicht beurtheilt werden, denn das Auftreten der verschiedenen sexuellen Combinationen zu den verschiedensten Zeiten des Jahres beweist a priori noch nichts für das normale Verhalten im Wechsel der Geschlechtervertheilung, weil sich einmal alle diese gelegentlichen Beobachtungen über einen viel zu kurzen Zeitraum erstrecken nnd weil fast nie angegeben ist, ob wir es mit zeitweise austrocknenden Tümpeln zu thun haben oder nicht, und weil schliesslich im letzteren Falle nie mehr zu eruiren ist, ob den Geschlechtscolonieen eine mehr oder minder lange Reihe von ungeschlechtlichen Generationen vorangegangen ist, ob sie, durch Thiere verschleppt, schon im vegetativen Zustande in den Tümpel gerathen

sind, oder ob sie aus hierher verschleppten und verspätet gekeimten Oosporen ihren Ursprung genommen haben.

Nur ein Vorkommen, wie dasjenige im hiesigen neuen zoologischen Institut in Bassins, in denen vorher Volvox fehlte und erst von mir im Frühjahr in geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Colonieen angesiedelt wurde und sich dann den ganzen Sommer und Herbst hindurch erhielt, ist für die Beurtheilung dieser Fragen von zwingender Beweiskräftigkeit. Eine derartige Beobachtung einer und derselben Volvoxspecies an einem und demselben Orte unter ausserordentlich gleichbleibenden äusseren Verhältnissen ist von mir hier an Volvox aureus zum ersten Male consequent durchgeführt.

Aus der keimenden Oospore gehen wohl stets zunächst ungeschlechtliche Colonieen hervor, wenigstens sind die Geschlechtscolonieen niemals so früh, weder von andern noch von mir, beobachtet worden, wie die ungeschlechtlichen. Ich fand in diesem Frühjahr in der zweiten Hälfte April bis Mitte Mai etwa sehr reichlich diöcische Sexualcolonieen. Anfangs waren die Sphaerosiren nur vereinzelt, bald aber sehr reichlich zu finden; im Mai ging ihre Zahl wieder erheblich zurück und um die Mitte dieses Monats etwa verschwanden sie gänzlich. Trotzdem traten fort und fort weibliche Colonieen auf, deren Oogonien ausnahmslos befruchtet wurden, obwohl ich niemals mehr männliche Colonieen fand. Die zu diesem Geschäfte benöthigten Spermatozoiden fand ich bald in grossen Colonieen mit Parthenogonidien, zunächst nur in einzelnen, dann häufiger und vom August an war kaum mehr eine wirklich ungeschlechtliche Colonie anzutreffen; alle vegetativen Colonieen entwickelten nachträglich 1—2 Dutzend Antheridien (im Maximum ca. 40), die erst dann sich zu theilen begannen, wenn die jungen Tochtercolonieen sich bereits zur Hohlkugel geschlossen hatten. Erst von Ende October an waren rein ungeschlechtliche Colonieen wieder etwas häufiger. Sphaerosiren habe ich selbst im Herbste niemals gefunden, besitze dagegen ein von Herrn Dr. Schäffer aus Hamburg mir freundlichst überlassenes Präparat, das im October 1885 von dem Vorkommen im alten zoologischen Institute herrührt, in welchem sich eine Sphaerosira befindet. Möglich, dass hier, wo Volvox den ganzen Sommer steril blieb und im August nahezu oder völlig

verschwunden war, im October einige Sporen zur Keimung gelangten, die durch irgend einen Zufall erst um diese Zeit in das Wasser gekommen waren. Nach der Kirchner'schen proterogynen Form habe ich sehr viel gesucht, aber so gut wie vergeblich; nur in wenigen Fällen fand ich in Colonieen mit befruchteten Eiern einige wenige Spermatozoidenbündel, aber stets noch 1—3 aus Parthenogonidien hervorgegangene Tochterfamilien. Dagegen fand ich in *allen* weiblichen Colonieen im September und Anfang October zur Zeit, wo die Eier reif oder befruchtet waren, 1—2 Dutzend Zellen, welche etwa die doppelte Grösse der vegetativen besassen, sich aber niemals theilten und weiter entwickelten (Fig. 5). Ich stehe nicht an, diese Zellen als (reducirte?) Antheridien anzusprechen, die sich unter den gegebenen Verhältnissen, wo die Erzeugung der Spermatozoiden in ausgiebigster Weise von den parthenogonidienführenden Colonieen besorgt wurde, nicht vollkommen zu entwickeln vermochten, denn an einen Ausnahmefall ist bei der Kirchner'schen Form nicht zu denken, die Fructification erfolgt vielmehr, wie mir Kirchner mündlich mittheilte, bei dem Hohenheimer Vorkommen im September ungemein reichlich, so dass es auch für ausgeschlossen gelten muss, dass die von mir als vorwiegend ungeschlechtliche Colonieen mit wenigen nachträglich sich entwickelnden Antheridien bezeichnete Combination dort aufgetreten sei. Kirchner hätte sie sicher nicht übersehen. Diese Form und die proterogyne scheinen sich vielmehr im Herbste bezüglich der männlichen Sexualzellen vollkommen zu vertreten und gegenseitig auszuschliessen.

Die übrigen von mir noch aufgeführten Combinationen, vorwiegend vegetative Colonieen mit aus Parthenogonidien hervorgegangenen Tochterfamilien und einzelnen Eiern, sowie die vorwiegend weiblichen Colonieen mit vereinzelten Parthenogonidien sind dagegen seltenere Ausnahmefälle, welche zu jeder Zeit vorkommen.

Ich habe früher diesen merkwürdigen Wechsel in der Geschlechtervertheilung als hauptsächlich von der Jahreszeit abhängig bezeichnet; das ist übrigens mehr eine anschauliche Umschreibung der beobachteten Thatsachen, als eine wirkliche Erklärung, denn es kommen ausserdem zu den gleichen Zeiten Monate lang andauernde

Perioden vor, in welchen ausschliesslich ungeschlechtliche Colonieen gebildet werden, wie das am Anfang meiner Arbeit geschilderte Auftreten von Volvox aureus im alten zoologischen Institute in den vorhergehenden Sommern zeigt.

Hennegui, der ausser den ungeschlechtlichen und den beiden diöcischen Geschlechtscolonieen auch Kugeln mit Tochtercolonieen und Antheridien gefunden hatte, schildert in seinem oben citirten Aufsatze in den Comptes rendus die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Combinationen in einer Weise, wie ich sie niemals gefunden habe: Zunächst lediglich vegetative Colonieen, nach einiger Zeit Colonieen mit einer geringeren Anzahl Tochterkugeln und in einer grossen Zahl derselben Antheridien, die abortirte (sic!) Tochtercolonieen vorstellen und nur sehr wenig weibliche Familien. Später nimmt die Zahl der weiblichen Familien zu und zugleich erscheinen vereinzelte rein männliche, während die ungeschlechtlichen sehr selten werden.

Daraus folgert Hennegui, dass Volvox sich zuerst rein ungeschlechtlich fortpflanze, dann beginne sich die Reproductionskraft der vegetativen Zelle (soll wohl heissen Parthenogonidie) zu erschöpfen und nur noch abortirten, zu selbstständigem Leben nicht mehr befähigten kleinen Colonieen den Ursprung zu geben, welche männlichen Geschlechtscharakter annehmen (die Spermatozoidenbündel). Schliesslich wird die vegetative Zelle unfähig sich zu theilen, sie kann nur noch an Volumen zunehmen und wird zum bewegungslosen Ei, das der Verschmelzung mit dem Spermatozoid bedarf, um sich weiter entwickeln zu können. Die Sexualität erscheint demnach bei Volvox stufenweise, das männliche Geschlecht vor dem weiblichen, in dem Maasse, wie die Art sich durch ungeschlechtliche Vermehrung erschöpft.

Das heisst denn doch das Wesen der Sexualität gröblich verkennen! Auf die zahlreichen Widersprüche dieser „Theorie“ mit dem thatsächlichen Verhalten des Volvox, wie ich es geschildert habe, braucht wohl nicht näher eingegangen zu werden.



19. Abschnitt.

Der Generationswechsel bei Volvox aureus.

Ein Generationswechsel ist also bei Volvox aureus vorhanden, aber die Verhältnisse liegen viel verwickelter, als man früher angenommen hatte. Einmal finden wir im Frühjahr nach reichlicher Propagation auf ungeschlechtlichem Wege einen vorläufigen Abschluss durch diöcische Geschlechtscolonieen, und diesen Entwickelungsverlauf dürfen wir wohl als den typischen bezeichnen; Volvox aureus ist also typisch diöcisch. Ich glaube in diesem regelmässig frühzeitigen Erscheinen der Geschlechtscolonieen zu einer Zeit, wo die volvoxfressenden Thiere noch nicht sehr zahlreich auftreten, eine Schutzeinrichtung zur Erhaltung der Art zu sehen, die überall auftritt, einerlei, ob die Localität bald nachher austrocknet oder nicht, so dass die Art gegen die Wechselfälle des Lebens im Sommer und Herbst, namentlich gegen die rettungslose Vernichtung durch Austrocknen, der die vegetativen Colonieen ausgesetzt sind, von vornherein thunlichst geschützt ist.

Während so ein Theil der ungeschlechtlichen Generationsreihen durch das frühzeitige Auftreten der diöcischen Geschlechtscolonieen zum normalen Abschluss gebracht wird, können sich andere Reihen durch fortgesetzte ungeschlechtliche Vermehrung bis in den Herbst verlängern, aber auch schon früher durch das Auftreten von Geschlechtscolonieen einen völligen oder theilweisen Abschluss erfahren. Von den ersterwähnten kurzen Reihen mit normalem Generationswechsel findet übrigens ein kleiner Procentsatz durch die diöcischen Geschlechtscolonieen nur einen partiellen Abschluss. Wie das Vorkommen von weiblichen Colonieen mit einzelnen Tochterfamilien und von vorwiegend ungeschlechtlichen Colonieen mit einzelnen Eiern zur Genüge beweist, erlangen gelegentlich in einzelnen geschlechtlichen Colonieen nicht sämmtliche Reproductionszellen Geschlechtsqualität, und die ungeschlechtlich gebliebenen entwickeln sich zu Tochterfamilien und setzen die nur theilweise zum Abschluss gebrachte Reihe fort.

In den längeren ungeschlechtlichen Reihen — im Juni und Juli fand ich vorwiegend ungeschlechtliche Colonieen —, die ich, um

einen kurzen und bequemen Ausdruck zu haben, als Sommerreihen bezeichnen will (obwohl auch sie im Frühjahr aus der Oospore ihren Ursprung nehmen), tritt die Fructification, wie mir scheint, als Anpassungserscheinung auf, die je nach Umständen, deren Natur sich einstweilen noch unserer Kenntniss entzieht, eine verschiedene Form annimmt und mitunter wohl auch gänzlich unterbleibt. Bei derjenigen Geschlechtervertheilung, wie ich sie hier gefunden habe, wird der Unterschied zwischen Geschlechts- und ungeschlechtlicher Generation theilweise vollständig verwischt. Eigentlich ungeschlechtliche Colonieen treten kaum mehr auf, aber ebenso wenig können wir die Antheridien producirenden Colonieen als männliche bezeichnen, weil in ihnen ausnahmslos die normale Zahl von Parthenogonidien vorkommt, so dass sie vielmehr den Habitus der ungeschlechtlichen Colonieen, als den der Sphaerosiren besitzen. Auf eine längere Reihe geschlechtsloser Colonieen folgt eine kürzere oder längere Reihe von gemischten Generationen, in denen neben den Tochtercolonieen, die aber hier selbstverständlich nicht mehr rein ungeschlechtlichen Charakter tragen, auch noch Spermatozoidenbündel zur Entwickelung gelangen. Erst diese zweite Generationsreihe wird durch eine Oosporencolonie ganz oder theilweise abgeschlossen. Ich habe es leider unterlassen, zu constatiren, ob sich beim Auftreten der weiblichen Sommercolonieen die sämmtlichen Parthenogonidien einer Colonie zu weiblichen Colonieen entwickeln, oder nur ein Theil, ob also hier ein definitiver Abschluss der Reihe eintritt, oder eine Spaltung in abgeschlossene und weiter entwickelungsfähige Aeste. Bei der von Kirchner von Anfang September bis Mitte October beobachteten Geschlechtervertheilung haben wir wieder einfachen Generationswechsel, auf eine lange Reihe ungeschlechtlicher Generationen erfolgt der Abschluss durch eine monöcisch proterogyne Colonie.

Wir haben also einen dreifach verschiedenen Generationswechsel bei Volvox aureus, einen typischen, normalen mit diöcischen, reinen Geschlechtscolonieen als Abschluss und zwei als Anpassungserscheinungen zu betrachtende: der eine zwar mit diöcischen Schlussgenerationen, von denen aber die männlichen gemischt sind, der andere mit monöcisch proterogynen. Auf die weiteren Complicationen, die sich in diesen

drei Gruppen von Generationsreihen durch gelegentliche Einschaltung der vorwiegend weiblichen Colonieen mit vereinzelten Parthenogonidien, der vorwiegend ungeschlechtlichen mit einzelnen Eiern und der monöcisch proterogynen mit einzelnen Parthenogonidien ergeben können, gehe ich hier nicht näher ein, weil diese Combinationen als Ausnahmefälle zu betrachten sind.

Diese Ausführungen stehen in scheinbarem Widerspruch zu den Angaben Stein's, der die reine Diöcie hier entdeckt hat und zwar im Herbst. Der Widerspruch löst sich aber leicht, wenn wir die Natur des Fundortes, eine zum grössten Theil des Jahres ganz trocken liegende Localität, und die Natur des Vorkommens näher in's Auge fassen: zunächst traten „unglaubliche" Mengen von vegetativen Colonieen auf, nach einiger Zeit zuerst sehr vereinzelt, später häufiger die Sphaerosira Volvox und nun auch nicht selten Volvox aureus Ehr., d. h. die befruchteten weiblichen Colonieen, also genau die gleiche Erscheinung, wie ich sie hier im Frühjahr an den verschiedensten Localitäten beobachtete. Offenbar sind hierher verschleppte Oosporen, die bis zum Herbste und der Ueberschwemmung der in Rede stehenden Localität trocken gelegen sind, nachträglich noch ausgekeimt. Ist dies richtig, dann haben wir hier einen neuen und besonders werthvollen Beweis für die von mir als normal bezeichnete Entwickelungsweise. Die „Abhängigkeit der Geschlechtervertheilung von der Jahreszeit" bezieht sich nur auf die „Sommerreihen", die ihren Anfang bei regelrechter Keimung der Oosporen alle im Frühjahr genommen haben, und diese Keimung erfolgt an ein und demselben Orte, einerlei, ob die Sporen trocken oder im Wasser überwintert sind, bei allen Individuen gleichzeitig.

Die Kirchner'schen Generationen dagegen halte ich für richtige Sommerreihen, die damals, als Kirchner sie fand, in reichlichster Fructification begriffen waren. Dass Kirchner den Volvox an einem so bequem gelegenen Fundorte nicht schon früher im Jahre gefunden hat, kann sehr verschiedene Ursachen haben: entweder hat er vorher den fraglichen Teich überhaupt nicht untersucht, oder, was sehr leicht möglich ist, das Vorhandensein von Volvox ist ihm der zu geringen Individuenzahl halber entgangen, wie ich selbst hier in diesem Sommer meinen Volvox mehrmals für verschwunden hielt,

als er in Folge ungünstiger Witterung und sonstiger Verhältnisse sehr zusammengeschmolzen war, und endlich kann, was allerdings das Unwahrscheinlichste ist, Volvox im vegetativen Zustande bei feuchtem Wetter von einer anderen Localität durch Frösche, Vögel oder Wasserkäfer erst spät nach dem Hohenheimer Teich verschleppt worden sein.

---

20. Abschnitt.

Die Geschlechtervertheilung in den Colonieen von Volvox globator.

Die überraschende hier in extenso geschilderte Mannigfaltigkeit im räumlichen und zeitlichen Wechsel der Geschlechtervertheilung bei Volvox aureus legt uns natürlich die Frage nahe: wie steht es nun eigentlich bei Volvox globator? Existirt hier in der That nur der einfache, von Cohn geschilderte Generationswechsel, oder sind auch hier die Verhältnisse wesentlich complicirter? Zu meinem Bedauern liegt mir hier nicht die reiche Fülle eigener Beobachtungen vor, wie bei Volvox aureus, was in dem Entwickelungsgange meiner Untersuchung begründet ist. Ursprünglich glaubte ich ja, im normalen Volvox aureus eine neue Volvoxart entdeckt zu haben, und erst nachdem sich diese Vermuthung als irrig erwiesen hatte, erweiterte sich meine Arbeit zu einer Monographie der Gattung. Die dadurch entstandenen, mir selbst am besten bekannten Lücken hoffe ich später ausfüllen zu können.

Das Wenige nun, was ich über die Sexualvertheilung von Volvox globator selbst beobachtete, zusammengehalten mit den nicht immer richtig gedeuteten Funden früherer Forscher, lässt es mir als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass Volvox globator gleichfalls verwickeltere Sexualverhältnisse besitzt, als man seither allgemein annahm. Oosporen wurden hier beobachtet von mir im Mai und Juni, von Falkenberg Ende Juni, von Stein im August und von Cohn und mir im October und November.

In einem der von Professor Falkenberg gütigst überlassenen Präparate (20. VI.) fand ich in einer 665 μ grossen Geschlechtscolonie ca. 23 μ grosse Spermatozoidenbündel mit ca. 64 vollständig ent-

wickelten, mit langen Cilien versehenen Spermatozoiden, während die halbwüchsigen Eier erst einen Durchmesser von 16—17 μ erreicht hatten. Diese Colonie ist also proterandrisch. Williamson[1]) fand in „Volvox stellatus" ausser den sternförmigen Kapseln „kleine farblose abortive Knospen", die nach Stein mit den Tochterstöcken der Sphaerosira identisch waren, also Spermatozoidenbündel vorstellten. Ist diese Deutung richtig, dann haben wir hier proterogyne Colonieen vor uns, während Cohn nur monöcische Colonieen mit Selbstbefruchtung beschrieben hat. Ehrenberg[2]) hat seine Sphaerosira Volvox häufig zwischen Volvox globator oder als Vorläufer von demselben, zuweilen in zahllosen Mengen gefunden und als von der Grösse des Volvox selbst beschrieben. Das abgebildete Exemplar hatte einen Durchmesser von $^1/_4$ par. Zoll = 560 μ. Steht nun auch fest, dass dasjenige, was Ehrenberg als Volvox globator beobachtete, zumeist ungeschlechtliche Colonieen von Volvox aureus waren, weil Ehrenberg seinem Volvox globator die bei V. stellatus gefundenen, unregelmässig eckigen und sternförmigen Einzelzellen ausdrücklich abspricht (l. c. p. 72) und zu der hohen Zellenzahl seines Volvox globator, wie ich oben gezeigt habe, nur durch total falsche Rechnung gelangt ist, so möchte ich doch nicht so weit gehen, diese Verwechselung in allen Fällen anzunehmen, da er jedenfalls auch ungeschlechtliche Colonieen vom wirklichen Volvox globator gefunden hat; auffallend ist freilich, dass eine ganze Reihe von Fundzeiten des „Volvox aureus", dagegen keine einzige des „Volvox stellatus" angeführt werden. Mehr aber noch als diese Erwägungen lässt mir seine Beschreibung und Abbildung zweifelhaft erscheinen, ob seine Sphaerosira immer zu Volvox aureus gehört und ob nicht auch männliche Colonieen von Volvox globator darunter stecken, die als solche allerdings nirgends beschrieben und abgebildet sind. Dagegen habe ich von Anfang November dieses Jahres, als Volvox globator im zoologischen Institut endlich zu fructificiren begann, die Eier stets in rein weiblichen Colonieen gefunden, nach Sphaerosiren wie Spermatozoënbündeln freilich vergeblich gesucht.

---

1) Citirt nach Stein, Organismus der Flagellaten, p. 122.
2) l. c. p. 66.

Auffallend ist mir an Ehrenberg's Sphaerosira Volvox und nicht vereinbar mit meinen Befunden an den männlichen Colonieen von Volvox aureus die ausserordentliche Grösse der Colonie bei der verhältnissmässig geringen Zahl von Spermatozoidenbündel (100), die hier mindestens 6—10 Mal grösser sein müsste, die gleichmässige Vertheilung der Antheridien über die ganze Oberfläche und ihr verhältnissmässig grosser Abstand, schliesslich die grosse Zahl der Spermatozoiden in einem Bündel (die Ehrenberg auf 50 angiebt). Damit ist es selbstverständlich nicht stricte bewiesen, dass diese Sphaerosira zu Volvox globator zu ziehen sei, aber immerhin wahrscheinlich gemacht, weil sie, die Richtigkeit der Ehrenberg'schen Angaben vorausgesetzt, zu Volvox aureus sicher nicht gehört. Ganz eigenartige Verhältnisse zeigt ferner Stein's Fig. 2 auf Taf. XVIII, die von Stein als monöcische Geschlechtsfamilie beschrieben wird, mit nahezu reifen Eiern und Antheridien in allen Stadien der Entwickelung, vom einzelligen grünen bis zum vielzelligen reifen und rotirenden Spermatozoidenbündel. Etwas derartiges habe ich nie auch nur annähernd gefunden; ich halte die wenigzelligen Theilungszustände der Grösse der Zellen halber für junge Tochtercolonieen, die grossen ungetheilten, allerdings völlig gleich gezeichneten Zellen (theils für Parthenogonidien) theils für in der Entwickelung zurückgebliebene Eier. Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass die Anpflanzung von Volvox globator im hiesigen zoologischen Institut, die im Mai mit geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Kugeln vorgenommen wurde, den ganzen Sommer und Herbst bei üppigster Entwickelung steril blieb und erst anfangs November die zweite Oogoniengeneration bildete.

Das ist Alles, was ich derzeit über die Geschlechtervertheilung von Volvox globator mittheilen kann. Es ist zu wenig, um daraus bestimmte, scharf formulirte Schlüsse zu ziehen; es ist aber auch zu viel, um den Cohn'schen Generationswechsel und seine Beobachtungen über die Geschlechtervertheilung ohne Einschränkung gelten zu lassen.

---

21. Abschnitt.

Die Zeit der Sexualthätigkeit.

Wie die Gattung Volvox in ihrem Bau eine eigenartige Erscheinung in der Klasse der Algen vorstellt, so weicht sie auch in ihrer Sexualthätigkeit sehr erheblich von dem Gros der übrigen Algen, speciell der der Chlorophyceen mit ausgesprochen geschlechtlicher Differenzirung ab. Während wir dort gewohnt sind, einen einfachen Generationswechsel anzutreffen, derart, dass zwischen eine Reihe ungeschlechtlicher Generationen eine Geschlechtsgeneration eingeschaltet ist und während diese Sexualthätigkeit auf eine kurze Frist im Frühjahr oder Frühsommer beschränkt ist, findet sich bei der Gattung Volvox, zum mindesten bei Volvox aureus, Geschlechtsthätigkeit ununterbrochen vom März bis in den November, also in der ganzen Vegetationsperiode.

---

22. Abschnitt.

Volvox Carteri Stein.

Die dritte von Carter in Indien gefundene und von ihm irrthümlich als Volvox globator beschriebene Art wurde von Stein in Volvox Carteri umgetauft und auch von Bütschli als selbstständige Art anerkannt. Ich halte sie zum mindesten für eine problematische und erneuter Untersuchung höchst bedürftige Art. Ob wir hier in der That eine dritte, in der Mitte zwischen den beiden europäischen stehende Art vor uns haben, die mit Volvox aureus die Sphaerosiren, mit Volvox globator die grosse Zahl der Eier gemeinsam hätte, scheint mir bei dem ausgesprochen cosmopolitischen Charakter der Gattung und bei der ausserordentlichen Verbreitung der Sphaerosiren sehr zweifelhaft. Möglich, dass die Sphaerosiren zu Volvox aureus, möglich aber auch, dass sie zu Volvox globator, den Carter gleichfalls dort beobachtete, gehören, denn die Spermatozoiden haben terminale Cilien (und es kommen nur bis 100 Bündel vor). Die weiblichen Colonieen mit 30—50 Eiern,

die nach der Befruchtung eine wellige (der Abbildung nach schwach gezähnelte Membran) besitzen sollen, könnten recht wohl Geschlechtscolonieen von Volvox globator mit unreifen Oosporen vorstellen. Jedenfalls genügen die specifischen Merkmale nicht zur Begründung einer selbstständigen Art, und ich halte es für viel wahrscheinlicher, dass auch Carter seinen Antheil an der in der älteren Litteratur ebenso üblichen wie verzeihlichen Confusion der beiden Arten zu beanspruchen hat. Seine Fig. 4, die er als Volvox globator (= Volvox Carteri) bezeichnet, ist wenigstens ganz sicher ein kleines Exemplar des wirklichen Volvox globator L. Im Uebrigen sind die Figuren in zu kleinem Maassstabe und zu schematisch gezeichnet, um ein sicheres Urtheil zu gestatten.

---

23. Abschnitt.

Die morphologische Deutung (Colonie oder Einzelwesen?).

In Vorstehendem ist Volvox stets als Colonie oder Familie bezeichnet worden. Der oft als gleichbedeutend damit gebrauchte Ausdruck Coenobium wurde absichtlich vermieden, weil die von A. Braun[1]) aufgestellte Definition des Coenobiums = consociatio e cellulis originibus distinctis composita (Hydrodictyon, Pediastrum) nicht auf die Volvocineen anwendbar ist, bei denen eine consociatio e cellula matre unica per generationes successivas evoluta = familia vorliegt. Wenn bei A. Braun selbst die Volvocineen unter die Coenobien gerechnet werden, so hat dies seinen Grund in der in diesem Punkt damals irrig aufgefassten Entwickelungsgeschichte.

Bütschli[2]) (l. c. p. 775) dagegen glaubt, dass die sogenannten

1) A. Braun, Algarum unicellularium genera nova vel minus cognita, 1855, p. 9 und 10.

2) Zur Vermeidung etwaiger Missverständnisse bemerke ich hier Folgendes: Ich habe in meinem Aufsatze Bütschli häufig citirt, zumal da, wo ich anderer Ansicht war als er. Ich habe gerade Bütschli deshalb besonders berücksichtigt, weil sein Protozoënwerk für den Zoologen die nächstliegende und reichste Quelle bildet, aus welcher er sich in allen einschlägigen Fragen zunächst Rath erholen

Volvoxcolonieen diesen Namen eigentlich nicht mehr verdienen, sondern vielzellige Individuen einfachster Art geworden seien, eine Meinung, die er mit Goroshankin theilt. Der Grund für diese Auffassung wird darin gefunden, dass die Fähigkeit, neue Colonieen zu erzeugen, auf einzelne Individuen der Zellen beschränkt ist, die sich schon sehr frühzeitig durch energisches Wachsthum von den übrigen unterscheiden. Diese unbestreitbare Thatsache scheint mir indess kein unbestreitbarer Grund für Bütschli's und Goroshankin's Auffassung zu sein, denn die ganze Organisation der Gattung Volvox, deren nahe Verwandtschaft zu den übrigen Volvocineen, speciell zu der coloniebildenden Eudorina, doch wohl über jeden Zweifel erhaben ist, lässt sich gar nicht anders verstehen; wo bleiben die Homologieen? Mit fortschreitender Arbeitstheilung sind morphologische Aenderungen Hand in Hand gegangen, wie wir dies auch bei Colonieverbänden weit höher organisirter Wesen antreffen, z. B. bei den Siphonophoren oder bei den Ameisen und Bienen, morphologische Aenderungen, die vielfach das Einzelwesen absolut unfähig machen, für sich allein ohne Beihülfe anderer zu leben und sich selbstständig zu ernähren. Bei den übrigen, in Colonieen lebenden Volvocineen liegt freilich die Sache anders. Alle Zellen einer Colonie sind morphologisch gleichwerthig; es liegt darum a priori auch kein Grund vor, wesshalb sie, spontan oder durch äussere Eingriffe aus dem Colonieverbande gerissen, nicht selbstständig weiter leben sollten. Ob sie dies in Wirklichkeit thun oder nicht, ist für diese Erwägungen ziemlich gleichgültig, weil in Organisation, Lebensbedingungen und Lebensansprüchen kein Individuum

---

wird. Da Bütschli der Hauptsache nach eine kritisch gesichtete, eingehende Darstellung unserer Kenntnisse der Flagellaten auf Grund der gesammten Einzellitteratur giebt, so treffen die von mir gemachten Ausstellungen weit weniger ihn selbst, als seine verschiedenen Gewährsmänner, die, wie es in der Natur der Sache liegt, von sehr ungleicher Zuverlässigkeit sind, und deren Detailangaben alle nachzuprüfen für den Verfasser eines so umfassenden Werkes schlechterdings unmöglich ist. — Weil aber von mir immer nur Bütschli, der Kürze halber, genannt ist, so könnte diese einseitige Berücksichtigung bei dem Einen und Andern die irrige Meinung erwecken, als ob ich gerade gegen Bütschli mit Vorliebe auf dem Kriegspfade wandle, was hiermit ausdrücklich in Abrede gestellt sei. Bütschli's Protozoën sind ein Werk das ich mit grossem Vortheil benutzt und aus dem ich sehr viel gelernt habe, ein Werk, das man auch jedem Botaniker, der sich für niedere Organismen interessirt, nicht warm genug empfehlen kann.

derselben Colonie etwas vor den anderen voraus hat. Das hat aber mit dem Wesen der Colonie als solcher absolut nichts zu thun, und bei Colonieen, deren Colonisten auf einer so niedrigen Stufe stehen wie hier, wo sie nur aus einer einzigen Zelle bestehen, kann nur der Vergleich mit nahe verwandten Formen eine einigermaassen sichere Entscheidung liefern. Volvox an und für sich, ohne Rücksicht auf die verwandten Formen, speciell Eudorina, und ohne Rücksicht auf die Organisation der Einzelzelle betrachtet, wird zunächst wohl als Einzelwesen aufgefasst werden müssen, falls man auf dem Sachs'schen Standpunkte steht: die Pflanze bildet Zellen und nicht die Zelle bildet Pflanzen. Und eine derartige Arbeitstheilung wie bei Volvox finden wir bei den meisten oogamen Chlorophyceen, freilich bieten uns hier die verwandten Formen keinerlei Veranlassung, diesen Pflanzen den Charakter des Individuums streitig zu machen.

Mir scheint die alte Ehrenberg'sche Auffassung, die Volvox als Colonie betrachtete, wie sie von Falkenberg[1]) in seinem Algenwerke, der besten allgemeinen Darstellung der Algen, die wir überhaupt besitzen, vom Standpunkte der heutigen Wissenschaft aus neu begründet wurde, allein zulässig zu sein. Wer mit Falkenberg in der einzelligen Chlamydomonasform bereits das vollständige Volvocineenindividuum erblickt, der kann die Volvoxkugel mit ihren cilientragenden Einzelzellen nur als Colonie betrachten. Falkenberg hebt mit Recht hervor, dass wir bei den Volvocineen keine ungeschlechtliche Vermehrung durch austretende Zoosporen kennen, dass dieselbe vielmehr durch vielzellige Zellkörper stattfindet, die Tochterfamilien, die ihre sämmtlichen Zelltheilungen im Mutterleibe vollendet haben, ehe sie austreten. „Dieser Zellcomplex, dessen Zellenzahl sich ausserhalb der Mutterzelle nicht mehr vermehrt, stellt die mit einander im Zusammenhang bleibenden Zoosporen der Volvocineen dar.“ (Die vegetativen Zellen wurden übrigens schon von Busk als Zoosporen gedeutet, während Williamson die Entwickelung der Parthenogonidien mit der Keimung der Zoosporen vergleicht, der Unterschied von anderen Zoosporen liege

1) l. c. p. 284 ff.

nur darin, dass sie im Innern des mütterlichen Körpers zurückgehalten würden und dort keimten.) „Während aber bei allen anderen Algenfamilien die Zoosporen sich isoliren, später zur Ruhe kommen und zu den specifischen Formen des späteren Thallus auswachsen, gehen die Zoosporen der Volvocineen durch Umhüllung mit Membranen direct in den Zustand der ausgewachsenen Pflanze über. So wird der Schwärmzustand, der bei den anderen Algen nur als Uebergangsstadium auftritt, bei den Volvocineen zeitlebens beibehalten und die Entwickelung des einzelnen Individuums geht — ohne dass die äussere Gestalt der ehemaligen Zoospore später noch eine Veränderung erführe — über das primitivste Entwickelungsstadium anderer Algen nur durch die Bildung einer festen Membran hinaus. Die gehemmte Entwickelung des Thallus dürfte vielleicht mit dem frühzeitigen (congenitalen) Verwachsen der Zoosporen-Aequivalente im Zusammenhang stehen." (?Vaucheria!)

Nur einen Punkt hat Falkenberg's klare Argumentation nicht berücksichtigt, nämlich den, dass nicht alle, sondern nur einzelne „Zoosporen" sich später weiter entwickeln und so eine scharfe Sonderung in dem physiologischen Verhalten dieser beiden Gruppen von Zoosporen-Aequivalenten eintritt, die wir sonst nicht kennen. Aber da kann ich nur mit Drude sagen: „Es ist hier eben eine sehr hoch entwickelte Art und Weise der Coloniebildung vorhanden, indem die Einzelzellen von dem Augenblicke an, wo sie als fertig ausgebildete Schwärmer sich von einander trennen könnten, gerade in der entgegengesetzten Weise Alles zu Stande bringen, was einen vielzelligen einheitlichen Organismus vor Einzelzellen auszeichnet." Es ist ein Naturgesetz, dass unendlich mehr Keime producirt werden, als späterhin zur Entwickelung gelangen, und so gehen von den Schwärmsporen die meisten vor oder kurz nach Beginn der Keimung zu Grunde, ihre Substanz für die Species zunächst verloren, und mit diesen Zoosporen können wir die ungeschlechtlichen Volvoxzellen bis zu einem gewissen Grade vergleichen. Bei Volvox dagegen macht diese ganze Menge auf weitere Entwickelung verzichtender Zellen (Zoosporen) ihren Assimilationsprocess den Reproductionszellen dienstbar, die ganze sonst verloren gehende Substanzmenge kommt ihnen zunächst zu Gute. Die vegetative Reproduction ist darum

hier, da noch die freie zeitlebens dauernde Beweglichkeit hinzukommt, so günstig angelegt, wie kaum irgendwo. Freilich ist dann auch bei Volvox auf andere Weise dafür gesorgt, dass die Bäume nicht in den Himmel wachsen.

Die sogenannten Parthenogonidien stellen demgemäss Zoosporen dar, die bei ihrer Weiterentwickelung direct zum Zoosporangium werden, wie das ja bei vielen einzelligen Algen der Fall ist.

Die Bezeichnung Parthenogonidie ist unbestreitbar eine anschauliche zu nennen, trotzdem ist dieselbe vom heutigen Stand unserer Kenntnisse aus als unglücklich gewählt zu betrachten, weil der Name logischer Weise auf einen Zusammenhang mit Parthenogenesis hindeutet, wie dies auch Bütschli in seinem Protozoënwerk[1]) angenommen und ausgeführt hat. Dasjenige aber, was wir in der Volvoxcolonie als Parthenogonidie bezeichnen, hat sein Homologon nicht in dem nur nach erfolgter Befruchtung (und längerer Ruhe) weiter entwickelungsfähigen Ei, sondern, wie erwähnt, in der Zoospore (resp. im Zoosporangium).

Die Berechtigung, die Parthenogonidien als parthenogenetisch sich entwickelnde Eier und damit die ganze Fortpflanzungsgeschichte des Volvox etwa mit der der Daphniden oder Blattläuse zu vergleichen, leitete Bütschli davon her, dass die Keimung resp. Weiterentwickelung der Oospore von Volvox im Wesentlichen genau so verläuft, wie die Entwickelung der Parthenogonidie zum jungen Volvoxindividuum. Pflichten wir dem bei, dann müssen wir auch sonst fast alle Zoosporen als parthenogenetisch sich entwickelnde Eier betrachten und der scharfe Gegensatz zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung wird völlig verwischt. Wie wenig Werth übrigens gerade auf die Art der Weiterentwickelung einer Reproductionszelle zur Bestimmung der Homologieen zu legen ist, zeigen die zahlreichen Fälle bei Algen und Phycomyceten, in denen die Oosporen das eine Mal direct zu jungen Pflanzen auswachsen, das andere Mal bei der Keimung zum Zoosporangium werden, nicht nur bei verwandten Arten, sondern auch bei der nämlichen, je nach den äusseren Umständen, unter denen die Keimung erfolgt.

---

1) l. c. p. 794.

Der Charakter der pflanzlichen Eizelle wird nicht durch die Keimung allein bestimmt, sondern durch ihren Bau und eine Reihe scharf charakterisirter morphologischer Merkmale bei ihrer Entwickelung (bestimmte Grösse, Membranumhüllung vor der Weiterentwickelung etc.). Die Möglichkeit der Weiterentwickelung ist so gut wie ausschliesslich an eine vorhergegangene Befruchtung geknüpft. Echte Parthenogenesis ist im Pflanzenreiche eine äusserst seltene Erscheinung, bei den Chlorophyceen ist, soviel ich weiss, nur ein einziger derartiger Fall bekannt geworden, bei Chara chrinita und Verhältnisse, wie wir sie hier antreffen, muss der Botaniker stets fordern, um eine ungeschlechtliche Fortpflanzung als wirkliche Parthenogenese ansprechen zu können.

---

24. Abschnitt.

Die systematische Stellung (Thier oder Pflanze?).

Die systematische Stellung der Gattung Volvox ist am Ende der Volvocineenreihe, die damit ihren Abschluss nach oben erreicht. Die Volvocineen selbst incl. der Chlamydomonaden (und Chrysomonadinen) nehmen in Folge ihrer deutlich zu Tage tretenden Verwandtschaftsbeziehungen zu der Hauptmasse der Flagellaten, also echten Thieren, und verschiedener unzweifelhaft thierischer Eigenschaften, in denen sich eben jene Verwandtschaftsbeziehungen äussern, eine etwas isolirte Stellung unter den Algen (Protococcoideen) ein.

Von den älteren zoologischen Beobachtern wurden sie stets unbedenklich für das Thierreich reclamirt, und Stein giebt sich besondere Mühe, ihre thierische Natur sicher zu erweisen. Zwar waren seine Bestrebungen nicht besonders vom Glück begünstigt, da er den sichersten Beweis für die thierische Natur der Volvocineen und Chlamydomonaden in dem Vorhandensein contractiler Vacuolen erblickte; da aber diese contractilen Vacuolen schon früher bei den Schwärmsporen der Algen bekannt waren, so war diese künstliche Grenze zwischen beiden Reichen, wie Bütschli treffend bemerkt, eigentlich hinfällig, bevor sie aufgestellt wurde. Und nicht nur in vielen beweglichen Schwärmsporen, sondern selbst in vegetativen

Zellen nicht frei beweglicher Algen, wie Hydrurus[1]), Chlorangium marinum[2]) und ein paar Palmellaceen sind heutzutage contractile Vacuolen nachgewiesen.

Ein ferneres Moment für die thierische Natur der Volvocineen wurde stets in den Cilien gesehen und ist auch heute noch das Hauptargument bei Bütschli (l. c. p. 804): „bei den „Phytomastigoden“ ist der Schwerpunkt des Lebens in dem beweglichen Zustand concentrirt, in diesem wachsen und pflanzen sie sich gewöhnlich auch fort, wie die übrigen Flagellaten, wogegen in der Reihe der Palmellaceen etc. das eigentliche Leben sich umgekehrt mehr auf die ruhenden, vegetativen Epochen concentrirt.“ Der Schwerpunkt liegt also darin, dass bei den Volvocineen als Bewegungsorgane fungirende Cilien an den membranumhüllten Zellen wie bei den übrigen Flagellaten zeitlebens vorhanden sind, während sie bei unzweifelhaften Algen nur in dem ephemeren, nackten Schwärmsporenstadium vorkommen sollten. Auch diese Schranke ist theilweise durchbrochen, wenn den von Thuret[3]) an Tetraspora, von Fresenius[4]) und Cienkowski[5]) bei Apiocystis gefundenen Geisseln, welche schon an den in Gallert eingebetteten Zellen vorhanden sind, in der That der Charakter wirklicher plasmatischer Cilien zukommt, wie Cohn (l. c. p. 96) meint, obwohl sie unbewegt sind. Ich habe keine eigenen Untersuchungen angestellt und zur Zeit keine Gelegenheit dazu; möglich, dass wir hier „Schleimhaare“ vor uns haben, wie sie Lagerheim[6]) an Gloeochaete gefunden hat, die ihrer Gestalt nach, wie ich an einer hier vorkommenden Art[7])

---

1) G. Lagerheim, Zur Entwickelungsgeschichte des Hydrurus, Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd. V, 1887, p. 77.

2) Cienkowski, Bericht über die im Jahre 1880 unternommene Excursion an das weisse Meer (Arbeiten d. St. Petersb. Naturf.-Ges.; 1881, Bd. VIII, 1, p. 130 ff.

3) Thuret, Recherches sur les zoospores des algues, Annales des sciences naturelles, Botanique III ser. vol. XIV, 1850, pl. 21, Fig. 7.

4) Fresenius, Beitr. z. Kenntn. mikr. Organism. Abhandl. d. Senkenb. Naturf.-Ges., Bd. II, 1856—58, p. 238, Taf. XI, Fig. 8—12.

5) Cienkowski, Ueber Palmellaceen, Archiv für mikrosk. Anat., Bd. VI, 1870, p. 422.

6) Lagerheim, Bidrag till Sveriges algflora, 1883, p 39, Taf. I, Fig. 3, 4.

7) Die von mir beobachtete Form war Gloeochaete bicornis Kirchner, Nachtr. z. Algenfl. von Württemberg, 1888, p. 165.

beobachtete, echten Cilien täuschend ähnlich sehen. Bei dem von A. Braun[1]) entdeckten Gloeococcus liegt die Sache anders, da habe ich langsame, aber deutliche ruckweise Bewegungen der Cilien in dem Gallertschleim wahrgenommen, halte es aber für sehr zweifelhaft, ob diese Form überhaupt zu den Palmellaceen gehört, wenn ich auch Stein und Hansgirg nicht beipflichten kann, die ihn einfach mit Chlamydomonas pulvisculus identificiren.

Ein ausgezeichnetes Bindeglied zwischen Volvocineen und Palmellaceen haben wir in der von Borzi[2]) entdeckten, höchst merkwürdigen Palmellacee Physocytium confervicola, die bei ihrer grossen Aehnlichkeit in einzelnen Entwickelungsphasen mit den Volvocineen einerseits, den normalen Palmellaceen andererseits die Kluft zwischen beiden Reihen auf's Schönste überbrückt. Bei der Wichtigkeit der Alge und der rel. Unzugänglichkeit des Originals führe ich ihre Entwickelungsgeschichte in den Grundzügen hier an.

Physocytium ist eine aus 4—32 Zellen bestehende Colonie, eingeschlossen in eine sphärische, weite, gelatinöse, durchscheinende Hülle mit sehr dünnen Wänden, die durch einen fadenförmigen langen und sehr dünnen Stiel an der Wirthpflanze befestigt ist. Die Einzelzellen sehen denen von Chlamydomonas ausserordentlich ähnlich, besitzen eine zarte Membran, ein Stigma, zwei contractile Vacuolen und zwei Cilien und bewegen sich anfangs auf's Lebhafteste innerhalb der gemeinsamen Hülle. Wird die Bewegung eingestellt, so nimmt die äussere Hülle an Umfang zu, bis sie schliesslich platzt und verflüssigt wird. Die nun frei gewordenen Zellen schwimmen 12—24 Stunden im Wasser umher und einzelne umgeben sich dabei mit einer gelatinösen Hülle, die noch deutlicher wird, wenn sie sich auf grösseren Algen festsetzen. Jede Zelle beginnt sich nun nach drei Raumrichtungen zu theilen und tritt in ein Palmellastadium über, in welchem sie einige Monate verharrt. Jede dieser vegetativen Zellen vermag sich direct in eine Zoospore umzuwandeln, die durch Ver-

---

1) A. Braun, Verjüngung, 1849, p. 169. Ich habe die Pflanze in Untersuchung genommen, bin aber noch nicht zu abschliessenden Resultaten gelangt.

2) Borzi, Studi algologici, fasc. I, Messina 1883. Das Original ist mir leider nicht zugänglich, ich kenne die Arbeit nur aus dem bot. Jahresb. 1883, p. 277.

flüssigung der umhüllenden Grundgelatine frei wird. Diese Zoosporen haben niemals ein Stigma und gehen, zur Ruhe gekommen, wieder ein Palmellastadium ein. Diese Processe wiederholen sich mehrmals vom Sommer bis zum Frühjahr. Im Frühjahr werden einzelne dieser Zellen zu Gametangien. Ihr Inhalt theilt sich in 2—16 Gameten, die sich durch den Besitz eines Stigmas von den Zoosporen unterscheiden. Die kugeligen Zygoten wachsen bis Anfang August, wo der ganze Inhalt als grosse Makrozoospore austritt, die sich mit ihren Cilien festsetzt, Membran ausscheidet, sich dann wieder losreisst, worauf sich der Inhalt der schwimmenden Kugel in 4—16 bewegliche vegetative Zellen theilt.

Ich habe die näheren Anknüpfungspunkte der Volvocineen an die Palmellaceen, was die Cilien betrifft, gerade in Rücksicht auf Bütschli etwas eingehender behandelt, denn wenn man auch in den Flagellaten den Ausgangspunkt sämmtlicher höherer Organismen, Thiere sowohl wie Pflanzen, anerkennt, so ist damit noch kein Verzicht ausgesprochen auf die nähere Begründung der mehr thierischen oder mehr pflanzlichen Natur der einzelnen Gruppen. Glaube ich auch, die Volvocineen ein klein wenig enger an die unzweifelhaften Algen geknüpft zu haben, so stehe ich doch noch voll und ganz auf Bütschli's Standpunkt, und glaube nicht besser als mit seinen eigenen Worten (p. 804) schliessen zu können, mit denen er die Beziehungen seiner „Phytomastigoden“ zu beiden Reichen knapp und klar charakterisirt: „Wir müssen demnach voll anerkennen, dass die Zusammenziehung der Phytomastigoden mit den einzelligen Algen vom Standpunkte der Botanik aus gerechtfertigt erscheint, denn sie sind sicher durch genetische Bande mit denselben verknüpft, dagegen gehören sie in einem höheren Sinne auch der Flagellatengruppe an, und auf diese hat die Protozoenkunde volles Anrecht, da zahlreiche ihrer Vertreter physiologisch echte Thiere sind und sich andererseits die höhere Thierwelt sonder Zweifel aus der Flagellatengruppe hervorgebildet hat. Gleicher Weise kann jedoch auch die Botanik die Betrachtung der Gesammtgruppe nicht entbehren, da die Phytomastigoda, isolirt von den übrigen Flagellaten, nur ein sehr unvollständiges Bild der Gesammtentwickelung der Gruppe geben würden.

Sollte sich Jemand mit diesem Dualismus nicht einverstanden erklären und eine unzweideutige Entscheidung verlangen, so empfehle

ich ihm folgende, ebenso einfache wie objective Methode zur Herbeiführung einer solchen: Er suche zu constatiren, ob die volvoxfressenden zoologischen Thiere sonst herbivor oder carnivor sind. Freilich muss man sich dabei noch die Gewissheit verschaffen, ob diese Thiere naturwissenschaftlich genügend gebildet sind, um die Natur ihrer Beute richtig zu erkennen und ob nicht am Ende Pflanzenfresser das Ding als Pflanze fressen, weil es grün ist, carnivore dagegen es für ihres gleichen ansehen, weil es sich bewegt.

Den Herren Professoren Falkenberg in Rostock, Drude in Dresden und Kirchner in Hohenheim, sowie den Herren Doctoren Eyrich in Mannheim, Nordstedt in Lund, Oltmanns in Rostock und Schäffer aus Hamburg sage ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank für die mir gütigst zur Verfügung gestellten Volvoxpräparate; insbesondere aber bin ich Herrn Geheimrath Weismann in Freiburg zu Dank verpflichtet für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit welcher er mir die Benutzung der Wasserbassins im Hofe des zoologischen Instituts für meine Volvoxculturen gestattete.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Volvox aureus sowohl wie Volvox globator variiren ausserordentlich bezüglich der Grösse und Zahl der Einzelzellen, der Grösse der ganzen Colonieen sowohl wie der zum Ausschlüpfen reifen Tochtercolonieen und der Zahl dieser Tochtercolonieen, bezüglich der Zahl der Eier resp. Oosporen und der Spermatozoidenbündel. Nahezu constant dagegen ist die Grösse und Gestalt der Oosporen beider Arten.

Bei den älteren Beobachtern, speciell Ehrenberg, sind die vegetativen Colonieen beider Arten nicht unterschieden.

2. Im vegetativen Zustande sind beide Arten in Folge dieses ausserordentlichen Variirens dann, wenn sie gleichzeitig in demselben

Tümpel vorkommen, vielfach nur durch die Gestalt der Einzelzellen sicher zu unterscheiden; alles andere, namentlich die Zellenzahl und die Grösse der Colonie kann irre leiten. Ausserdem liefert auch die Distanz der Einzelzellen von einander gute Anhaltspunkte für die Unterscheidung; die Zellen von Volvox aureus sind stets beträchtlich weiter von einander entfernt, als die von Volvox globator. Volvox aureus besitzt, von der Fläche gesehen, rundliche Einzelzellen, die durch äusserst feine, in der Mitte unterbrochene Plasmafäden (Tüpfelcanäle) mit einander in Verbindung stehen, während die meist kleineren Zellen von Volvox globator einen eckigen Umriss besitzen und durch sehr kräftige, gleichfalls unterbrochene Plasmafäden mit einander verbunden sind.

3. Die Protoplaste sind von dicken Gallertmembranen umhüllt, die niemals Cellulosereaction zeigen. Die Gesammtheit dieser Zellen stellt ein echtes, durch successive Zweitheilung der Zellen entstandenes Gewebe dar, nicht ein „Scheingewebe“ aus nachträglich verwachsenen Zellen.

4. Der Innenraum der Colonie ist nicht mit Wasser, sondern mit Gallerte erfüllt.

5. Bei der Geburt der Tochterfamilien von Volvox aureus verhalten sich die Mutterkugeln passiv, die Tochterkugeln activ, von einem Aufspringen der ersteren und Herausgeschleudertwerden der letzteren ist keine Rede.

6. Die Bewegung der Volxoxcolonie erfolgt durch Rotation um eine schief gegen die Bewegungsbahn geneigte Rotationsaxe.

7. Die zu Sexualorganen werdenden Zellen (Individuen) zeigen bei Volvox eine relative Grösse, die einzig in ihrer Art im Pflanzenreiche dasteht.

8. Die jungen Eier von Volvox aureus sind durch besonders zahlreiche Verbindungsfäden mit den benachbarten, vegetativen Zellen verknüpft.

9. Die Spermatozoidenbündel entwickeln sich durch „radförmige“ Theilung (A. Braun) aus ihren Mutterzellen, gerade so, wie die Tochterfamilien aus den Parthenogonidien und keimenden Oosporen. Die Zahl der Spermatozoidenbündel kann in den rein männlichen

Colonieen (Sphaerosira Volvox) bis über 1000 (1100) betragen; die Einzelbündel stellen leicht gekrümmte Platten von 16—32 Zellen dar. In der Sphaerosira entwickeln sich die Spermatozoënbündel successiv derart, dass die, welche um den bei der Bewegung nach hinten gerichteten Pol liegen, etwas älter sind. Diese ältesten Bündel treten zuerst aus. Die Spermatozoiden werden stets in Bündeln entlassen und isoliren sich erst spät und allmählig.

10. Volvox aureus ist weder rein geschlechtslos und diöcisch, wie es Stein, noch rein geschlechtslos und monöcisch proterogyn, wie es Kirchner angegeben hat, sondern besitzt bezüglich der Geschlechtervertheilung fast alle möglichen Combinationen.

11. Physiologisch ist die Volvoxcolonie als Ernährungsgenossenschaft aufzufassen, in welcher, einigermaassen ähnlich wie in einem Bienenvolke, eine kleine Anzahl von Individuen, die dafür die Reproduction der Art ausschliesslich übernehmen, von der Arbeit der übrigen leben. Wie dort Königin und Drohnen von den Arbeitsbienen ernährt werden, so werden hier die Parthenogonidien, die Eier und die Spermatozoidenbündel vorzugsweise von den vegetativen, sich dabei erschöpfenden Zellen ernährt.

12. Die Reproductionsorgane liegen stets in der bei der Bewegung nach hinten gerichteten Hälfte (bez. $^2/_3$) der Colonie.

13. Der Wechsel der Geschlechtervertheilung fällt im Grossen und Ganzen mit dem Wechsel der Jahreszeit zusammen. Im Frühjahr findet man bei Volvox aureus vorwiegend ungeschlechtliche Colonieen und solche mit reiner Diöcie, im Sommer die Spermatozoiden nur in sonst vegetativen Colonieen, im Herbst und Spätsommer ausserdem noch die monöcisch proterogynen Geschlechtsfamilien und daneben vegetative Familien.

14. Der Generationswechsel bei Volvox aureus ist ein dreifach verschiedener: a) der normale, der seinen Abschluss mit diöcischen, reinen Geschlechtscolonieen erreicht und b) zwei als Anpassungserscheinungen zu betrachtende: der eine zwar mit diöcischen Schlussgenerationen, von denen aber die männlichen gemischt sind, der andere mit monöcisch proterogynen.

15. Auch bei Volvox globator sind die Sexualverhältnisse erheblich verwickelter, als wie Cohn dieselben geschildert hat.

16. Die Sexualthätigkeit von Volvox aureus ist, entgegengesetzt dem Gros der oogamen Chlorophyceen, nicht auf eine bestimmte Jahreszeit (Frühling oder Frühsommer) beschränkt, sondern sie findet vom (Februar?) März bis in den November hinein statt, d. h. während der ganzen Vegetationsperiode. Bei Volvox globator wurde im Frühjahr, im Frühsommer und August, sowie im October und November Sexualthätigkeit beobachtet, dagegen nicht im September und nicht an dem nämlichen Orte.

Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Zeichnungen sind mit Hülfe des Prismas angefertigt.

Tafel X.

Vergrösserung 687 (Winkel, Oelimmersion $^{1}/_{14}$, Ocul. 2).

Fig. 1 und 2. Volvox globator (L.) Ehr. Ungeschlechtliche Colonie, Theil des Zellnetzes. Die eckig ausgezogenen Zellinhalte communiciren durch breite Tüpfelcanäle mit einander, jede Zelle enthält mindestens zwei, meist aber vier oder noch mehr pulsirende Vacuolen, letztere treten selbst in den Plasmafäden der Tüpfel auf; cf. Fig. 1 p. p. p.

Fig. 3. Desgl. nach Behandlung mit Essigsäure-Methylgrün: die Zellinhalte sind abgerundet und stark contrahirt, die Verbindungsfäden eingezogen; die vorher nicht sichtbaren Trennungswände der Einzelzellen treten scharf hervor und lassen dieselben als fünf- oder sechsseitige Tafeln erscheinen.

Fig. 4. Volvox aureus Ehr. Ungeschlechtliche Colonie. Theil des Zellnetzes nach Behandlung mit Essigsäure-Methylgrün: Die Plasmafäden sind eingezogen, die Zellen dagegen nicht contrahirt.

Fig. 5. Volvox aureus Ehr. Weibliche (resp. proterogyne) Colonie im October mit befruchteten Oosphaeren. Stück des Zellnetzes. Zwischen den vegetativen Zellen sind zwei doppelt so grosse, die Mutterzellen der Spermatozoiden (Antheridiumanlage). Eine Unterbrechung der Verbindungsfäden zwischen zwei Zellen ist zwar vorhanden, aber trotz der angewendeten starken Vergrösserung nicht wie bei Fig. 1 und 2 direct zu sehen. Die — in einer anderen Einstellungsebene liegenden — Cilien sind der Uebersichtlichkeit halber nur auf einigen Zellen links angebracht.

Tafel XI.

Volvox aureus Ehrenberg.

Fig. 6 u. 15 824 Mal vergrössert, alle anderen 687 Mal (Winkel, Oelimmersion $^{1}/_{14}$, Ocul. 3 resp. 2).

Fig. 6. Theil einer männlichen Colonie (Sphaerosira) im Frühjahr, die Antheridien in verschiedenen Stadien der „radförmigen" Theilung zeigend.

Fig. 7—14. Verschiedene Theilungsstadien der Antheridien aus männlichen Colonien im Frühjahr: 12 ein sechzehn-, 13 ein zweiunddreissigzelliges ausgebildetes Spermatozoidentäfelchen, 14 ein solches von der Seite gesehen.

Fig. 15. Freie Spermatozoiden (aus Sphaerosira) mit deutlichem Chromatophor im hinteren, birnförmigen Ende; in der Nähe des Augenpunktes zwei contractile Vacuolen, im grünen Ende meist zwei nicht contractile Vacuolen, terminale Cilien.

Fig. 16—25. Verschiedene Theilungsstadien der Antheridien aus vorwiegend ungeschlechtlichen Colonien (Fig. 34) im September und October. Die Antheridien und Spermatozoidentäfelchen sind erheblich grösser als im Frühjahr.

Fig. 26. Junge Eizelle, durch zahlreiche plasmatische Verbindungsfäden (Tüpfelcanäle) mit den benachbarten vegetativen Zellen zusammenhängend.

Tafel XII.

Volvox aureus Ehrenberg.

(Vergrösserung sämmtlicher Figuren, ausser 26 und 27, ca. 180, Leitz-Obj. 3, Ocul. 3, ausgezogener Tubus).

Fig. 26*). Sehr grosse ungeschlechtliche Colonie (775 μ, ca. 2000 Zellen) mit sechs Tochterfamilien (von 300—350 μ). Die Parthenogonidien dieser Tochterfamilien haben sich trotz der Grösse der Colonieen höchstens ein- bis zweimal getheilt. Direct vor dem Ausschlüpfen der Tochterfamilien gezeichnet. Gefunden im April. Vergr. 135.

Fig. 27*). Besonders grosse ungeschlechtliche Colonie (850 μ, ca. 3000 Zellen) mit besonders zahlreichen (14) jungen Familien. April. Vergr. 135.

Fig. 28. Sehr kleine ungeschlechtliche Colonie (200 μ, ca. 200 Zellen) mit zwei Tochterfamilien von 70 resp. 80 μ. April.

Eig. 29. Besonders grosse weibliche Colonie (600 μ, ca. 4400 Zellen) mit besonders zahlreichen (13) befruchtungsreifen Eiern. April.

Fig. 30. Sehr kleine weibliche Colonie (170 μ, ca. 210 Zellen) mit drei reifen Oosporen mit orangerothem Inhalt. Durchmesser der äusseren Haut 55—60 μ, der inneren 45 μ. April.

---

*) Durch ein Missverständniss seitens des Litographen wurden die beiden grössten Colonieen (Fig. 26 u. 27) auf $^{3}/_{4}$ des Durchmessers der Originalzeichnung verkleinert, so dass sie nun im Vergleich mit den übrigen Figuren sehr erheblich zu klein aussehen.

Fig. 31. Sehr grosse männliche Colonie (= Sphaerosira Volvox Ehrenberg), (540 μ, ca. 3300 Zellen), mit ca. 1100 Spermatozoidenbündeln zu 16 bis 32 Zellen (cf. Taf. XI, Fig. 12, 13, 14). Die Spermatozoidenbündel nehmen die bei der Bewegung hinteren zwei Drittel der Colonieen ein. April.

Fig. 32. Sehr kleine männliche Colonie (Sphaerosira), (200 μ, ca. 330 Zellen) mit ca. 110 Spermatozoidenbündeln à 16 Zellen. April.

Fig. 33. Vorwiegend vegetative Colonie (540 μ, ca. 1700 Zellen), in der sich nachträglich 2—3 Dutzend Spermatozoidenbündel entwickelt haben. Solche Colonieen wurden zuerst im Juli beobachtet und waren im September und October eine ganz gemeine Erscheinung.

Fig. 35. Monöcisch-proterogyne Colonie (465 μ, ca. 1200 Zellen) mit etwa einem Dutzend Spermatozoidenbündel (in Entwickelung begriffen), drei kürzlich befruchteten Eiern und fünf vegetativen Tochterfamilien. September, October.

Fig. 36. Volvox globator (L.) Ehr. Theil des Zellnetzes im optischen Radialschnitt, nach einem Präparat in Essigsäure-Methylgrün. Vergr. 516.

Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter.

Von

G. Krabbe.

Erster Theil.

Unter fixer Lichtlage versteht man bekanntlich eine Stellung der Blätter, in welcher sich diese mit ihrer Oberfläche dem diffusen Tageslicht gegenüber in der denkbar günstigsten Beleuchtung befinden. Kommt dagegen das directe Sonnenlicht zur Wirkung, dann verlassen die Blätter mancher Pflanzen die bis dahin eingenommene Lichtlage, um mit ihrer Spreite eine zum einfallenden Licht parallele Stellung einzunehmen, Bewegungen, die uns hier nicht weiter beschäftigen werden. Es ist ferner eine längst bekannte Thatsache, dass die Blätter, sobald sie aus ihrer natürlichen Lage zum Licht durch künstliche Eingriffe entfernt werden, so lange durch entsprechende Krümmungen oder Torsionen der Blattstiele Bewegungen ausführen, bis sie wiederum ihre frühere Lichtlage erreicht haben. Aehnliche Bewegungen werden natürlich auch dann nothwendig, wenn man in der Lage der Lichtquelle eine Aenderung eintreten lässt, wenn man z. B. Blätter, die eine Zeit lang das Licht annähernd senkrecht von oben bekamen, einer seitlichen Beleuchtung aussetzt.

Um nun eine exact wissenschaftliche Erklärung der fraglichen Blattbewegung zu gewinnen, ist die Beantwortung zweier Fragen nothwendig, erstens: wie sind die Bewegungen, die ein Blatt unter den verschiedenen Bedingungen zur Erreichung der Lichtlage ausführt,

ihrem äusseren Charakter nach beschaffen (welche Krümmungen und Torsionen werden in den concreten Fällen ausgeführt), und zweitens: wie sind diese Bewegungen mechanisch zu erklären?

Beide Aufgaben hat man bereits von verschiedenen Seiten zu lösen versucht, allein eine einigermaassen befriedigende Antwort ist bis jetzt nur auf die erste Frage erzielt worden, und zwar hauptsächlich durch die Untersuchungen Frank's[1]). Abgesehen von unvollständigen Versuchen älterer Autoren, wie Dodard, Bonnet, Hofmeister und anderer, war Frank der erste, der an der Hand umfangreicher und zweckmässig angestellter Experimente zunächst den äusseren Charakter der zum Erreichen der Lichtlage nothwendigen Blattbewegungen festzustellen suchte und auf Grund dieser Versuche und seiner Beobachtungen in der Natur eine Beschreibung der fraglichen Bewegungen lieferte, die bisher weder eine wesentliche Correctur noch Ergänzung erfahren hat. Dagegen ist es selbstverständlich, wenn die Erklärung, die Frank von dem verwickelten Problem der Lichtlage zu geben versuchte, fast vollständig misslang. Denn um zu einer Erklärung der fraglichen Erscheinungen zu gelangen, wären ganz andere Versuche nothwendig gewesen, als sie von Frank angestellt wurden. — Bekanntlich gelangt Frank zu der Ansicht, dass nicht nur alle zum Erreichen der Lichtlage nothwendigen Bewegungen unter der ausschliesslichen Herrschaft des Lichtes stehen, sondern dass von dem letzteren auch die schliessliche Fixirung des Blattes in der Lichtlage bewirkt werde. In der fixen Lichtlage soll eben weiter nichts als eine besondere Empfindlichkeit der Blätter dem Lichte gegenüber zum Ausdruck gelangen.

Die Frage, ob und wie die hier in Betracht kommenden Blattbewegungen durch das Zusammenwirken bekannter Kräfte zu erklären seien, wurde zuerst von H. de Vries[2]) gestellt und in exacter Weise experimentell zu beantworten versucht. Und wenn diesem Forscher auch eine Lösung der gestellten Aufgabe nicht gelang, so enthält seine Arbeit doch das Bedeutendste, was bisher über den vorliegenden

1) A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation, Leipzig 1870.

2) H. de Vries, Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile (Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg, Bd. I, p. 223 ff.).



Gegenstand veröffentlicht wurde; denn H. de Vries sehen wir zum ersten Male den Weg verfolgen, der allein zu einem bestimmten Ergebniss in unserer Frage führen kann. H. de Vries' Bestreben ist zunächst darauf gerichtet, die verschiedenen Richtkräfte wenigstens ihrer Qualität nach kennen zu lernen und sodann festzustellen, in welcher Weise jede Kraft für sich allein das Wachsthum der Blattstiele zu beeinflussen vermag; unter diesen Kräften seien in erster Linie der Heliotropismus und Geotropismus, die Epinastie und das Eigengewicht der Blätter hervorzuheben. H. de Vries hält es auf Grund seiner Versuche für unnöthig, zur Erklärung der Lichtlage den Blättern mit Frank eine besondere heliotropische Eigenschaft zuzuschreiben, vermöge welcher dieselben befähigt seien, sich senkrecht zum einfallenden Licht zu stellen. An dem Zustandekommen der Lichtlage seien vielmehr ausser dem Licht auch die übrigen auf das Wachsthum einwirkenden Kräfte, wie das Eigengewicht der Blätter, der Geotropismus u. s. w., betheiligt; und die Lichtlage repräsentire weiter nichts als eine Gleichgewichtslage zwischen diesen bekannten Kräften. Hierbei ist nicht zu vergessen, dass H. de Vries an eine Lichtstellung im Sinne Frank's überhaupt nicht glaubt; die senkrechte Stellung der Blätter zum Licht soll vielmehr nur eine der vielen Lagen sein, welche die Blätter dem Licht gegenüber einnehmen.

Abgesehen von diesem letzten Punkte ist mit der hier skizzirten Ansicht H. de Vries' im Wesentlichen der Standpunkt gekennzeichnet, der auch von Wiesner[1]) in seinen umfangreichen und eingehenden Versuchen über diesen Gegenstand eingenommen wird. Allein weder bei H. de Vries noch bei Wiesner finden wir eine exacte und kritische Prüfung der Frage, ob auf Grund ihrer Ansicht von dem Zustandekommen der fixen Lichtlage diese in den concreten Fällen erklärt werden kann. Beide Autoren beschränken sich im Wesentlichen darauf, gestützt auf ihre Experimente die wirksamen Kräfte aufzuzählen, um daran die Behauptung zu knüpfen, die Licht-

---

1) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. (Denkschriften d. math.-nat. Klasse der k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, 1880, II. Theil.) — Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien 1881. — Einige neue Thatsachen, welche zur mechanischen Erklärung der spontanen Nutation und der fixen Lichtlage der Blätter herangezogen werden können. Bot. Zeitung 1884, p. 657 ff.



lage repräsentire die Resultirende der von ihnen namhaft gemachten Kräfte, resp. in der Lichtlage befänden sich diese Kräfte im Gleichgewicht. Da man Frank gegenüber „das Gleichgewicht der einzelnen Kräfte“ mit besonderem Nachdruck betont, so sei hier nebenbei bemerkt, dass es sich in beiden Fällen um eine Gleichgewichtslage zwischen den Kräften handelt, mag nun die Lichtstellung durch einen besonderen Heliotropismus oder durch ein Zusammenwirken bekannter Kräfte zu Stande kommen. Denn es ist a priori nicht anzunehmen, dass bei der von Frank vorausgesetzten besonderen Wirkungsweise des Lichtes die übrigen Richtkräfte, wie Epinastie und Schwere, ausser Wirkung treten; der Transversalheliotropismus muss sich darum nothwendig auch mit diesen Kräften combiniren; es fragt sich nur, ob in dieser Combination ausser dem Licht auch den übrigen Kräften ein maassgebender Einfluss auf die Blattbewegungen zukommt, oder ob dieselben gegenüber der Wirkung des Lichtes zu vernachlässigen sind. Wie dem aber auch sein mag, eine Gleichgewichtslage zwischen den einzelnen Kräften bleibt die Lichtstellung in allen Fällen.

In den vorstehend mitgetheilten Ansichten von Frank, H. de Vries und Wiesner über das Zustandekommen der fixen Lichtlage ist das Wesentlichste enthalten, was wir augenblicklich über den vorliegenden Gegenstand wissen. Verschiedene andere Arbeiten, die im Laufe unserer Untersuchung noch Erwähnung finden werden, haben zur Förderung der hier zu lösenden Aufgaben wenig beigetragen; jedenfalls ist die alte Streitfrage nach dem Wesen der Lichtlage immer noch eine offene.

Wie sich nach diesen Bemerkungen von selbst versteht, mussten meine eigenen Untersuchungen, die im Sommer 1886 und zum Theil 1887 ausgeführt wurden, zunächst darauf gerichtet sein, die Frage zu entscheiden, ob wir mit Frank zur Erklärung der Lichtlage eine besondere heliotropische Eigenschaft der Blätter anzunehmen gezwungen sind, oder ob es möglich ist, die Lichtstellung der Blätter nach den Vorstellungen von H. de Vries und Wiesner durch ein bestimmtes Zusammenwirken bereits bekannter Kräfte zu erklären. Ein solches Ziel ist natürlich nur zu erreichen, wenn man die Bedeutung jeder einzelnen Kraft hinsichtlich der Blattbewegungen kennt, denn nur unter diesen Bedingungen ist eine einigermaassen

sichere Entscheidung darüber möglich, welche Wirkung von einer bestimmten Combination zweier oder mehrerer Kräfte erzielt werden muss. Darum ist es vor allen Dingen erforderlich, die einzelnen Kräfte durch geeignete Experimente für sich allein zur Wirkung zu bringen, um so die Blattbewegungen kennen zu lernen, die von einer bestimmten Richtkraft allein verursacht werden.

Von allen Blattbewegungen, die unter den verschiedenen Bedingungen zum Erlangen der Lichtlage ausgeführt werden, sind für eine mechanische Betrachtung besonders diejenigen von grossem Interesse, die mit Torsionen des Blattstieles verbunden sind. Da jede Kraft für sich allein, wie wir später sehen werden, nur in einer Ebene zu wirken im Stande ist, so sind Torsionen nur möglich, wenn mindestens zwei oder mehrere Kräfte in bestimmter Weise mit einander in Combination treten. Mit einer mechanischen Klarlegung der Torsionen ist die fixe Lichtlage so weit erklärt, als dies gegenwärtig überhaupt möglich ist.

Im Anschluss an vorstehende Aufgaben habe ich mir dann noch die mehr nebensächliche Frage zur Beantwortung gestellt, ob und welche Beziehungen zwischen den Blattstielbewegungen und der Blattfläche etwa dort bestehen können, wo eine ausgesprochene Gliederung des Blattes in Stiel und Spreite vorhanden ist. Ich darf wohl als bekannt voraussetzen, dass in all' solchen Fällen die Bewegungen fast ausschliesslich vom Stiel ausgeführt werden, während die Spreite dem äusseren Anschein nach rein passiv durch die Thätigkeit des Stieles in die Lichtlage übergeführt wird. Trotzdem aber ist es nach unseren anderweitigen Erfahrungen recht wohl denkbar, dass die Stielbewegungen bis zu einem gewissen Grade unter der Herrschaft der Blattfläche stehen, indem diese dem Licht gegenüber in bestimmter Weise reizbar ist. Die Bewegungen würden dann erst in Folge eines von der Blattspreite an den Stiel übermittelten Reizes erfolgen.

Selbstverständlich ist es nicht meine Absicht, hier in dem ersten Theil meiner Arbeit eine vollständige Lösung der vorstehend angedeuteten Aufgaben zu bringen. Besonders was die mechanisch so schwer zu erklärenden Blattstieldrehungen betrifft, beschränke ich mich einstweilen darauf, an der Hand entscheidender Versuche die Momente hervorzuheben, die für das Zustandekommen der Torsionen

von maassgebender Bedeutung sind; auf Grund dieser Thatsachen soll dann später im zweiten Theil unserer Arbeit eine specielle, mechanische Erklärung der Torsionen versucht werden.

Um eine soeben in der Bot. Ztg. erschienene wichtige Arbeit Vöchting's[1]) über die fixe Lichtlage noch zu verwerthen, habe ich an einigen Stellen eine Umarbeitung meines Manuscripts vornehmen müssen, hauptsächlich um dort, wo ich mit Vöchting übereinstimme, die nöthigen Kürzungen eintreten zu lassen. So interessant und werthvoll die von Vöchting ausgeführten Versuche im Einzelnen auch sein mögen, so ist es ihm doch ebenso wenig wie Frank, H. de Vries und Wiesner gelungen, eine allgemein befriedigende Lösung der hier in Frage kommenden Aufgaben zu geben. Ganz abgesehen davon, dass nur mit Malva-Arten operirt wurde, sind die Verhältnisse in den Experimenten Vöchting's zu einfacher Natur, um daraus betreffs des Zustandekommens einer Lichtstellung der Blätter allgemeingültige Schlüsse ziehen zu können. Denn so viel ich gesehen habe, konnte in den Versuchen Vöchting's die Lichtlage durch blosse Krümmungen des Blattstieles erreicht werden. Wie die Bewegungen bei einer bestimmten Combination der Kräfte ausfallen müssen, speciell welche Faktoren das Eintreten von Torsionen möglich machen, gerade diese für den vorliegenden Gegenstand so wichtigen Fragen sind von Vöchting nicht erörtert worden. Uebrigens wird von Vöchting selber ausdrücklich hervorgehoben, dass seine Untersuchungen „lediglich den Zweck verfolgen, einiges thatsächliches Material zur Klärung des verwickelten Problems beizutragen".

Ist die Lichtstellung der Blätter durch Combination bereits bekannter Richtkräfte, wie Heliotropismus, Geotropismus u. s. w., zu erklären?

Bevor ich zum experimentellen Theil meiner Untersuchungen übergehe, sei es mir gestattet, an der Hand einer einfachen Construction für möglichst einfache Fälle kurz die Frage zu erörtern, ob

1) Hermann Vöchting, Ueber die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitung 1888. p. 501 ff.



zur Erklärung der Lichtlage die Annahme einer besonderen heliotropischen Eigenschaft der Blätter nothwendig ist oder nicht. Eine derartige, wenn auch rein theoretische Auseinandersetzung halte ich schon aus dem Grunde nicht für überflüssig, weil bisher noch von keiner Seite der Versuch unternommen wurde, die fixe Lichtlage des Blattes in Bezug auf das Zusammenwirken bereits bekannter Kräfte einer genaueren Prüfung zu unterziehen. So lange dies nicht in irgend einer Weise geschehen ist, hat die Behauptung, in der Lichtstellung befänden sich die bekannten, auf die Blattbewegungen einwirkenden Kräfte, im Gleichgewicht keine grössere Bedeutung, als die ebenfalls nicht näher geprüfte Ansicht, wonach in der Lichtlage eine besondere heliotropische Eigenschaft der Blätter zum Ausdruck gelangen soll.

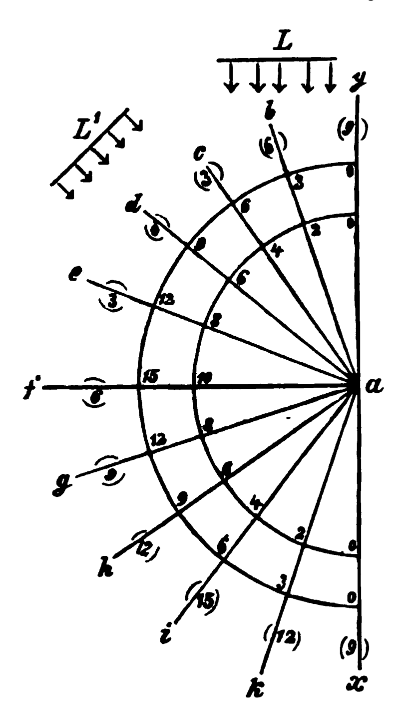
Möglicher Weise wird man schon hier den Einwand erheben, dass ein derartiger Versuch, wie ich ihn soeben andeutete, von vornherein aussichtslos bleiben müsse, einmal, weil uns das eigentliche Wesen der im Geotropismus, in der Epinastie u. s. w. wirksamen Kräfte nicht bekannt sei, und zweitens, weil wir nicht im Stande seien, genannte Kräfte ihrer Quantität nach zu bestimmen. — Was den letzteren Punkt, nämlich die Kraft betrifft, mit welcher sich ein wachsender Pflanzentheil unter der einseitigen Wirkung des Lichtes oder der Schwere zu krümmen sucht, so lässt sich meiner Meinung nach die Grösse derselben durch geeignete Experimente für bestimmte Fälle wenigstens annähernd recht gut bestimmen. Allein eine derartige Bestimmung ist für den vorliegenden Zweck einer allgemeinen Orientirung nicht einmal erforderlich, dazu ist es genügend, wenn wir die Blattbewegungen ihrer äusseren Erscheinung nach genau kennen, wie sie unter der Einwirkung bestimmter Kräfte einzutreten pflegen. Sodann ist soviel sicher, dass sich der Heliotropismus und Geotropismus sowohl in der negativen wie positiven Form im Maximum ihrer Wirkung befinden, wenn das Blatt senkrecht zum einfallenden Licht oder zum Erdradius gestellt ist. Je mehr sich ein Pflanzentheil von dieser senkrechten Lage entfernt, um so geringer ist die heliotropische oder geotropische Kraft, bis dieselbe gleich Null wird, wenn der betreffende Pflanzentheil eine zum einfallenden Licht oder zum Erdradius parallele Stellung einnimmt. Es ist nun, wie man ohne Weiteres einsieht, zunächst gleichgültig, wie

gross man die krümmende Kraft des Lichtes und der Schwere für den Fall annimmt, dass das Blatt senkrecht zu ihrer Angriffsrichtung gestellt ist; Bedingung ist nur, dass die Wirkung der fraglichen Kräfte in dem Maasse abnimmt, in welchem ein Blatt von der erwähnten senkrechten Lage abweicht.

Was sodann den zweiten Einwand betrifft, dass uns das eigentliche Wesen des Heliotropismus und Geotropismus unbekannt sei, so ist derselbe in vollem Maasse zuzugeben. Bei allen heliotropischen und geotropischen Wachsthumserscheinungen handelt es sich in letzter Linie um bestimmte Reactionen des lebenden Protoplasmas gegenüber der Einwirkung des Lichtes und der Schwere, über deren Natur unsere Kenntnisse noch sehr mangelhaft sind. Allein dieser Umstand ist für die vorliegenden Fragen wiederum von ganz nebensächlicher Bedeutung, denn die Unbekanntschaft mit der Thätigkeit des lebenden Protoplasmas hindert uns keineswegs die genannten Kräfte in ganz exacter Weise zur Erklärung irgend welcher Blattbewegungen heranzuziehen, wenn wir nur mit den sichtbaren Wirkungen dieser Kräfte vertraut sind. Wir befinden uns hier einigermaassen in derselben Lage wie der Physiker, der die Schwerkraft, obgleich er deren eigentliche Ursachen nicht kennt, dennoch in exacter Weise zur Erklärung bestimmter physikalischer Vorgänge heranzieht.

Nach diesen Auseinandersetzungen sei einmal mit H. de Vries und Wiesner die Annahme gemacht, in den vom Licht abhängigen Bewegungen der Blätter documentire sich keine andere heliotropische Eigenschaft als diejenige, die wir bereits unter der Bezeichnung des negativen und positiven Heliotropismus kennen, und dieser trete mit dem Geotropismus und der Epinastie in Combination, — wie müssen sich dann die hieraus resultirenden Blattbewegungen in den einzelnen Fällen gestalten? Um hierüber einigermaassen klar zu werden, nehmen wir zunächst den denkbar einfachsten Fall, in welchem ein epinastisches und negativ geotropisches Blatt derart vom Licht getroffen wird, dass alle drei Kräfte, Epinastie, Schwere und Licht in einer und derselben Ebene zur Wirkung gelangen. Auf diese Weise sind Torsionen des Blattes gänzlich ausgeschlossen, alle Bewegungen des Blattes beruhen nur auf Krümmungen in einer bestimmten Ebene, in welcher sich das Blatt je nach der Combination der Kräfte hebt oder senkt.

In der nachstehenden Figur repräsentirt die Linie xy die Sprossaxe einer beliebigen Pflanze, an der im Punkte a ein Blatt inserirt ist; durch die Radien ab, ac u. s. w. sollen verschiedene Lagen dieses Blattes angegeben werden. Die Wirkung der Schwere (Geotropismus) erreicht ihr Maximum, wenn sich das Blatt in der Lage af befindet. Der geotropische Werth 10, den wir für diese Lage des Blattes setzen wollen, nimmt nach oben und unten allmählich ab und wird Null, wenn das Blatt die Richtung von ax oder ay angenommen hat. Bringt man nun die Pflanze, deren Blätter auch epinastisch sein sollen, in's Dunkle, also unter Verhältnisse, unter welchen auf die Blattbewegungen nur die Epinastie und der Geotropismus einzuwirken vermögen, so gelangt das Blatt schliesslich in der Lage von ac zur Ruhe. Dies ist also diejenige Stellung des Blattes, in welcher sich die Epinastie und der negative Geotropismus im Gleichgewicht befinden. Die Kraft der geotropischen Aufwärtsbewegung besitzt in der fraglichen Lage den Werth 4, also ist auch die Epinastie gleich 4, nur mit entgegengesetztem Vorzeichen. Dieser epinastische Werth bleibt natürlich in jeder beliebigen Lage des Blattes derselbe, sonst wäre, wie man ohne Weiteres einsieht, kein Gleichgewicht zwischen Epinastie und Geotropismus in der Lage des Blattes von ac möglich.[1])



1) Der Einfachheit wegen ist für die Construction ein sitzendes Blatt gewählt, bei dem die heliotropische Empfindlichkeit auf die untere Region, etwa auf ein hier befindliches Polster beschränkt sein mag. Das Blatt wird dann, ohne Formveränderungen zu erleiden, durch die Krümmungen dieses Polsters in derselben Ebene gehoben oder gesenkt.

Setzt man nun unsere Pflanze, deren Blätter zunächst positiv heliotropisch sein sollen, der Beleuchtung aus und zwar so, dass das Licht senkrecht von oben aus L kommt, so muss das in a inserirte Blatt, um die Lichtstellung zu erreichen, aus der Lage von ac in diejenige von af übergehen. Unter der Annahme von gewöhnlichem Heliotropismus besitzt die Wirkung des Lichtes bei der Lage in af den höchsten Werth; geben wir diesem für die fragliche Blattlage die Zahl 15, so ergeben sich daraus die Werthe für die übrigen Lagen des Blattes von selbst. Wie man sieht, ist die Wirkung des Lichtes grösser angenommen worden als diejenige des Geotropismus, ein Umstand von nebensächlicher Bedeutung, denn man kann die Grössen auch beliebig anders wählen, ohne dadurch an dem schliesslichen Resultat Wesentliches zu ändern. Es fragt sich nunmehr, wie die Blattbewegungen beschaffen sind, wenn wir die Richtkräfte mit einander combiniren. Bezeichnen wir mit L die Wirkung des Lichtes, mit G den Geotropismus und mit E die Epinastie, so resultirt für die Lage von ac folgende Bewegung (Bew.):

$$\begin{aligned} L &= +6 \\ G &= +4 \\ E &= -4 \\ \hline \text{Bew.} &= +6. \end{aligned}$$

Zu dieser Combination ist zunächst zu bemerken, dass die Kräfte, die eine Aufwärtsbewegung des Blattes bedingen, mit dem + Zeichen versehen sind, woraus sich natürlich für die entgegengesetzt wirkenden Kräfte das — Zeichen ergiebt. Im Uebrigen ist es hinsichtlich des schliesslichen Resultates ganz gleichgültig, ob man den aufwärts- oder abwärtsbewegenden Kräften das + oder — Zeichen geben will.

Wie man aus der vorstehenden Kräftecombination ersieht, ergiebt sich genau die entgegengesetzte Bewegung, die das Blatt ausführen müsste, um in die fixe Lichtlage zu kommen. Dazu wäre eine Abwärtsbewegung erforderlich, während aus der Combination der Kräfte eine ziemlich intensive Aufwärtsbewegung resultirt. Diese aufwärtsbewegende Kraft nimmt sogar nach af hin an Grösse zu, wie aus folgender Gruppirung der Kräfte für diese Lage hervorgeht:

$$\begin{aligned} L &= +15 \\ G &= +10 \\ E &= -\ \ 4 \\ \hline \text{Bew.} &= +21. \end{aligned}$$

Da also die Intensität der Aufwärtsbewegung in af über dreimal so gross ist als in ac, so ist gar nicht einzusehen, wie das Blatt die Lichtlage annehmen soll.

Dasselbe ergiebt sich, wenn wir dem Blatte statt positiven negativen Heliotropismus zuschreiben. Denn es bleiben hierbei alle Verhältnisse dieselben, nur mit dem Unterschiede, dass die Werthe der Lichtwirkung das — Zeichen bekommen. Eine Combination der auf das Blatt einwirkenden Kräfte in ac ergiebt nun zwar eine Abwärtsbewegung, allein diese Bewegung kann unmöglich in der Lichtlage von af zum Stillstand gelangen, wie aus folgender Gruppirung der Kräfte in af sofort zu ersehen ist:

$$\begin{aligned} L &= -15 \\ G &= +10 \\ E &= -\ \ 4 \\ \hline \text{Bew.} &= -\ \ 9. \end{aligned}$$

Die Bewegung des Blattes muss hiernach weit über die Lichtlage von af hinausgehen, da von einem Gleichgewicht der Kräfte in dieser Lage nicht die Rede sein kann.

Vielleicht wird man das hier gewonnene Resultat durch den Einwand zu entkräften suchen, die für die Wirkung des Lichtes und des Geotropismus angenommenen Werthe seien gänzlich willkürlich; dies gelte vor Allem von der in der Construction gemachten Voraussetzung, wonach die Wirkung des Lichtes eine stärkere ist als diejenige des Geotropismus. Mögen diese und andere Einwände auch richtig sein, so sind sie doch keineswegs im Stande, die Bedeutung des so gewonnenen Resultates irgendwie zu beeinträchtigen. Denn es ist mit Rücksicht auf das schliessliche Ergebniss ganz gleichgültig, ob das angenommene Verhältniss zwischen der Wirkung des Lichtes und der Schwere sowie andere Momente der Wirklichkeit genau entsprechen oder nicht. Bedingung ist nur, um diesen Punkt nochmals hervorzuheben, dass die Wirkung des Lichtes oder der Schwere den Höhepunkt erreicht, wenn ein Blatt senkrecht zur

Angriffsrichtung genannter Kräfte gestellt ist. Die Schwere z. B. kann also in keinem oberhalb und unterhalb von a f gelegenen Punkte stärker wirken als in a f. Wollte man eine von dieser Voraussetzung abweichende Annahme der Licht- und Schwerewirkung machen, so würde man damit zu einem Heliotropismus und Geotropismus gelangen, welcher mit dem bisher als positiv und negativ bezeichneten nichts mehr zu thun hat. In jeder beliebigen Lage des Blattes kann man selbstverständlich dem Licht eine derartige Wirkung zuschreiben, dass eine bestimmte Bewegung oder Stellung des Blattes herauskommen muss. Dies ist aber nichts anderes, als wenn wir mit Frank eine besondere heliotropische Eigenschaft für das Blatt in Anspruch nehmen, wonach dasselbe die weiter nicht zu erklärende Fähigkeit besitzt, sich senkrecht zum einfallenden Licht zu stellen.

In der oben gegebenen Darstellung der Blattbewegungen gingen wir von einer Gleichgewichtslage zwischen Geotropismus und Epinastie in a c aus, um sodann das Licht in bestimmter Weise einwirken zu lassen. Man kann natürlich ebenso gut irgend welche anderen Verhältnisse zum Ausgangspunkt nehmen, z. B. ein Gleichgewicht der Kräfte in der Lichtlage des Blattes. Um ein solches Gleichgewicht beim Lichteinfall von oben für die Lage von a f zu bekommen, braucht man nur eine Steigerung in der epinastischen Abwärtsbewegung eintreten zu lassen und zwar von -4 auf -25, dann ergiebt sich, wie folgende Combination der Kräfte zeigt, eine Ruhelage des Blattes in a f:

$$\begin{array}{r} L = +15 \\ G = +10 \\ \underline{E = -25} \\ \text{Bew.} = \pm\ 0. \end{array}$$

Verlegt man nun die Lichtquelle von L seitlich nach L^1, so muss sich das Blatt, um in die neue Lichtlage zu kommen, von a f nach a i hinüber bewegen; es fragt sich, ob eine solche Bewegung eintritt und ob sich ferner die Kräfte in der neuen Lichtlage wiederum im Gleichgewicht befinden. Dass irgend eine Bewegung des Blattes beim Verlegen der Lichtquelle von L nach L^1 nothwendig eintreten muss, ist ohne Weiteres klar, da das Blatt in a f nicht mehr unter rechtem Winkel vom Licht getroffen wird. Die

Lichtwirkung erreicht jetzt ihr Maximum, wenn sich das Blatt in der neuen Lichtlage befindet; die Zahl 15 rückt also nach a i herüber, während für a f die Lichtwirkung nur noch den Werth von 6 besitzt. Darnach gestaltet sich die Combination der Kräfte für a f beim Lichteinfall aus L[1] folgendermaassen:

$$\begin{array}{r} L = + \ 6 \\ G = + 10 \\ E = - 25 \\ \hline \text{Bew.} = - \ 9. \end{array}$$

Wie diese Gruppirung der Kräfte zeigt, resultirt zwar eine ziemlich intensive Abwärtsbewegung des Blattes in der Richtung nach der Lichtlage, allein diese Bewegung gelangt in a i nicht zum Stillstand, weil sich die Kräfte nach folgender Combination hier nicht im Gleichgewicht befinden:

$$\begin{array}{r} L = + 15 \\ G = + \ 4 \\ E = - 25 \\ \hline \text{Bew.} = - \ 6. \end{array}$$

Aehnliche Verhältnisse ergeben sich, wenn man das Blatt negativ heliotropisch sein lässt.

Ich halte es jedoch für überflüssig, die vorstehenden Erörterungen weiter auszudehnen, denn es sollte nur in Kürze der Weg angedeutet werden, auf dem man leicht für möglichst einfache Fälle über das Zusammenwirken der Kräfte wenigstens einigermaassen klar zu werden vermag; es ist ja leicht, nach der angegebenen Methode für beliebige andere Verhältnisse eine Combination der wirksamen Kräfte vorzunehmen. Wie man aber auch immer die Bedingungen gestalten mag, ob man dem Blatte an Ober- und Unterseite gegenüber dem Licht und der Schwere eine verschiedene Empfindlichkeit zuschreibt, ob man das Verhältniss zwischen der Wirkung des Lichtes und des Geotropismus so wie in unserer Construction oder anders annimmt, niemals gelangt man zu einem Gleichgewicht der Kräfte in der Lichtlage, von dem Zufall natürlich abgesehen. Man darf darum meiner Meinung nach schon aus den vorstehenden Auseinandersetzungen mit ziemlicher Sicherheit die Folgerung ziehen: **Die Lichtlage**

der Blätter lässt sich nicht durch einfache Combination der bekannten Richtkräfte, wie Heliotropismus, Epinastie u. s. w., erklären, dieselbe ist vielmehr der Ausdruck einer besonderen heliotropischen Eigenschaft der Blätter.

Dieses Ergebniss erfährt natürlich auch dann keine Einschränkung, wenn etwa die epinastischen und geotropischen Eigenschaften der Blätter vom Licht in irgend einer Weise beeinträchtigt werden sollten, der Geotropismus vielleicht derart, dass er in den Dienst des Lichtes tritt. Nach den Untersuchungen Stahl's[1]) über den „Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane" muss man an gegenseitige Beeinflussungen der Richtkräfte auch bei allen Blattbewegungen denken, ein Punkt, auf den wir im experimentellen Theil gelegentlich noch zurückkommen werden. Dort gedenke ich auch an der Hand bestimmter Experimente zu zeigen, in welcher Weise die Epinastie und der Geotropismus an dem Zustandekommen gewisser Blattbewegungen betheiligt sind. Wie aber auch die Dinge nach dieser Seite hin liegen mögen, soviel lässt sich jetzt schon als sicher annehmen, dass die eigentliche Lichtlage, d. h. das Sistiren der Bewegung bei einer bestimmten Lage des Blattes unter allen Umständen eine besondere Wirkung des Lichtes ist, und insofern besitzt der von Frank eingeführte Transversalheliotropismus für die Blätter volle Berechtigung.

Experimenteller Theil.

1. Die Bedeutung des Blattgewichts für die Blattbewegungen.

Alle wachsthumsfähigen Pflanzenorgane, und so auch die Blätter, sind bekanntlich der Schwerkraft in zweierlei Weise unterworfen, einmal indem sie in Folge ihres eigenen Gewichtes unter Umständen passiv zu wachsen gezwungen sind, und sodann dadurch, dass von der Schwerkraft stets ein actives, mit einer gewissen Kraft statt-

1) E. Stahl, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. (Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft, 1884, p. 383 ff.)

findendes Wachsthum ausgelöst wird, wodurch die Blätter eine bestimmte Lage zum Erdradius annehmen. — Es ist nun gerade die einfache Schwerewirkung, die zwischen der Erde und der Blattmasse bestehende Anziehung gewesen, der besonders von H. de Vries und O. Schmidt[1]) beim Zustandekommen der Lichtlage eine nicht unbedeutende Rolle zugeschrieben wurde. Die Ansicht H. de Vries' über die Ursachen der in der Natur vorkommenden Blattstieldrehungen ist in der Botanik schon so oft besprochen worden, dass ich sie hier wohl als bekannt voraussetzen darf. Da es H. de Vries fern lag eine definitive Erklärung der Lichtlage zu geben, so konnte auch für ihn der Umstand nicht weiter in Betracht kommen, dass die Blätter stets dann aufhören mit ihrem Eigengewicht einen sichtbaren Effect zu erzielen, wenn sie in die fixe Lichtlage einrücken, in welcher sich die Drehungsmomente nicht selten im Maximum ihrer Wirkung befinden.

Etwas anders lagen dagegen, wie wir gleich sehen werden, die Verhältnisse für O. Schmidt, der dem Eigengewicht hinsichtlich der Blattbewegungen eine noch grössere Bedeutung zuschrieb als H. de Vries. Die in der Natur vorkommenden Blattstieldrehungen sollen auch nach O. Schmidt nur auf passivem Wachsthum beruhen, indem durch die Stellungsverhältnisse der Blätter am Spross oder in Folge ungleicher Entwicklung der Blatthälften Belastungsverhältnisse gegeben seien, die nothwendig zu bestimmten Torsionen der Blattstiele führen müssten. In allen Fällen nun, in denen die fixe Lichtlage der Blätter nur mit Hülfe bestimmter Drehungen der Blattstiele zu erreichen ist, sollen die durch das Eigengewicht der Blätter gegebenen Torsionsmomente den ausschlaggebenden Factor bilden, dem gegenüber die übrigen Kräfte, wie Epinastie und Geotropismus, nicht in Betracht kämen. Diese Ansicht glaubt O. Schmidt als ein nothwendiges Ergebniss seiner Klinostatenversuche betrachten zu müssen, in denen niemals Torsionen zur Beobachtung gelangten. Hierbei wird indessen von O. Schmidt ganz ausser Acht gelassen, dass er mit dem Klinostaten nicht nur die Wirkung des Eigengewichtes der Blätter, sondern auch deren Geotropismus aufhebt,

---

1) Oscar Schmidt, Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Dissert. Berlin 1883.

davon ganz abgesehen, dass die Versuche fast ausschliesslich an Keimpflanzen von Phaseolus und ausserdem zur Winterszeit ausgeführt wurden, wo die Bedingungen für derartige Experimente äusserst ungünstige sind. Wenn demnach auch das Ausbleiben von Torsionen auf dem Klinostaten eine allgemeine und nicht etwa in den Versuchen Schmidt's zufällig eingetretene Erscheinung sein sollte, so folgt daraus noch nicht, dass das Eigengewicht eine nothwendige Bedingung der Blattstieltorsionen sein muss. Die Frage, ob die Ursachen des Ausbleibens von Drehungen auf dem Klinostaten nicht in der Beseitigung des Geotropismus oder in anderen Momenten zu suchen seien, ist von O. Schmidt nicht gestellt worden. Im Uebrigen hat O. Schmidt ebenso wenig wie H. de Vries die Absicht gehabt, eine Erklärung der fixen Lichtlage zu geben. Es ist ihm die von H. de Vries unbeachtete Thatsache nicht entgangen, dass die Drehungsmomente gerade dann, gewissermaassen wie durch das Vorschieben eines Riegels, zum Stillstand gebracht werden, wenn das Blatt in die fixe Lichtlage einrückt. Es heisst darüber am Schluss seiner Arbeit: „Wenn auch die Ansicht über die Bedeutung der einzelnen Kräfte beim Zustandekommen der Lichtlage durch die mitgetheilten Thatsachen eine Berichtigung gefunden hat, so bleibt darum das Problem einer mechanischen Erklärung der Lichtlage in Bezug auf seinen wichtigsten Punkt noch ungelöst. Wesshalb werden die Bewegungen sistirt, sobald das Blatt in dieser bestimmten Weise sich gegen das Licht orientirt hat? wesshalb wirken die Drehungsmomente nicht weiter und bringen dasselbe nicht vielmehr in eine lothrechte Lage?“ Wenn Schmidt diese Frage nicht anders zu beantworten weiss, als dass er „dem Lichte irgend einen noch unbekannten und zwar maassgeblichen Einfluss beim Erreichen der fixen Lichtlage“ zuschreibt, so begiebt er sich damit zum Theil wiederum auf den Standpunkt Frank's.

Indem ich zu einer kurzen Besprechung meiner eigenen zahlreichen Versuche zur Lösung der Frage nach der Bedeutung des Blattgewichtes übergehe, will ich gleich im Voraus bemerken, dass ich zu dem entgegengesetzten Resultate von H. de Vries und Schmidt gelangt bin. Meine Ergebnisse stimmen nach dieser Seite in allen Punkten mit denen überein, die soeben von Vöchting[1])

1) Bot. Ztg. 1888, p. 552.

und zum Theil bereits früher von Ambronn[1]) und Noll[2]) veröffentlicht wurden; mit Rücksicht hierauf glaube ich mich auf eine kurze Skizzirung meiner Versuchsergebnisse beschränken zu können.

Alle Krümmungen und Torsionen der Blattstiele, die in den Einzelfällen zur Erreichung der Lichtlage nothwendig sind, treten nach meinen Untersuchungen auch dann ein, wenn man durch künstliche Eingriffe die Bedingungen so gestaltet, dass nach den nunmehr herrschenden Belastungsverhältnissen gerade die entgegengesetzte Krümmung oder Drehung des Blattstieles herauskommen müsste. Im Uebrigen sei hier mit Rücksicht auf die Behauptungen von H. de Vries und Schmidt nebenbei bemerkt, dass auch die in der Natur vorkommenden Torsionen keineswegs immer entsprechend den herrschenden Belastungsverhältnissen stattfinden. Da die Stellung der Blätter am Spross bestimmten Regeln unterworfen ist, während das Licht aus allen möglichen Richtungen kommen kann, so wäre es ja auch mehr als sonderbar, wenn zwischen der Wirkung der Drehungsmomente und der Wirkung des Lichtes stets Congruenz bestehen würde.

Um die Wachsthumsweise des Blattstieles unter einer bestimmten Belastung kennen zu lernen, wurde das Eigengewicht der Blattfläche verschiedener Pflanzen, wie sich dies ja von selbst versteht, künstlich vergrössert, indem ich an einem Ende hakenförmig zugespitzte Kork- und Holzstücke im Blattparenchym befestigte. Wo die Lichtlage durch blosse Krümmungen der Blattstiele erreicht werden sollte, wurden die Holzstücke so auf der Blattfläche angebracht, dass Torsionsmomente soweit als möglich ausgeschlossen waren. Dazu ist natürlich auch erforderlich, dass die Versuchsblätter mit möglichst geradem Stiele versehen sind. Wie nun auch immer das künstlich gesteigerte Blattgewicht wirken mochte, ob dasselbe mit der Lichtbewegung des Blattstieles in gleichsinniger oder ungleichsinniger Weise zur Wirkung gelangte, in allen Fällen vermochten die Blätter die Lichtlage zu erreichen, ein Resultat, welches unmöglieh gewesen

1) H. Ambronn, Ueber heliotropische und geotropische Torsionen. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. II, 1884, p. 183 ff.)

2) F. Noll, Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüthen und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben. (Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg, Bd. III, Leipzig 1887, p. 357.)

wäre, wenn die Blattstielbeweguugen unter einer Herrschaft des Blattgewichts ständen, wie sie von H. de Vries und O. Schmidt angenommen wurde. Denn wäre das Blattgewicht auch nur von einiger Bedeutung, dann müsste die Blattbewegung in den Fällen, in denen das Gewicht mit dem Lichte nicht gleichsinnig wirkt, bereits vor dem Erreichen der Lichtlage still stehen, während in den anderen Fällen, in denen sich die Wirkungen des Gewichtes und des Lichtes addiren, die Bewegung über die Lichtlage hinausgehen müsste, vorausgesetzt, dass die Lichtlage nicht gerade eine solche ist, in der die Gewichte keine Bewegung des Blattes mehr bedingen.

In den Versuchen über die Bedeutung des Blattgewichtes für die Blattstieltorsionen wurde zur vorläufigen Orientirung an verschiedenen Blättern die eine Hälfte fortgeschnitten, so dass durch die stehengebliebene Blatthälfte ein Torsionsmoment gegeben war, welches der zum Erreichen der Lichtlage erforderlichen Blattstieldrehung entgegenwirkte. Dies ist ja leicht zu erreichen, indem man Pflanzen im einseitig offenen Dunkelkasten so dem Licht gegenüber aufstellt, dass das letztere annähernd senkrecht zur Insertionsebene der Blätter einfällt. Unter diesen Bedingungen müssen die Blätter, um die Lichtlage zu erreichen, mit ihren Stielen Drehungen von annähernd 90° ausführen, die auch stets dann eintreten, wenn durch das Gewicht der allein vorhandenen hinteren Blatthälfte die entgegengesetzte Torsion bedingt wird. Dasselbe Resultat ergiebt sich, wenn man unter sonst gleichen Bedingungen die Blätter unverletzt lässt, dafür aber das Gewicht der hinteren Blatthälfte künstlich vergrössert.

In den meisten nach dieser Richtung durchgeführten Versuchen wurden die Pflanzen mit dem Scheitel nach rückwärts horizontal im Dunkelkasten hingelegt, so dass die Blätter von dem einfallenden Licht an der Hinter- resp. morphologischen Unterseite getroffen wurden; die Insertionsebene der zum Versuch benutzten Blätter war horizontal gerichtet, während die Blattflächen senkrecht zur Tischfläche standen. In allen Fällen war natürlich die Sprossaxe der Pflanze unbeweglich befestigt. Um unter diesen Umständen in die Lichtlage zu kommen, mussten die Blattstiele Drehungen von annähernd 180° ausführen. Diese Axendrehungen traten auch dann ein, wenn die beim Beginn des Versuches nach unten gerichtete

Blatthälfte künstlich belastet wurde. Wie aus diesen und anderen vielfach wiederholten Versuchen hervorgeht, ist das Eigengewicht der Blätter, selbst wenn dasselbe künstlich gesteigert wird, ausser Stande, die Blattbewegungen irgendwie zu beeinflussen. — Eine Feststellung der Grenze, bis zu welcher das Blattgewicht unbeschadet der Blattbewegungen gesteigert werden darf, lag nicht in meinem Interesse. Doch kann ich in Uebereinstimmung mit Vöchting soviel behaupten, dass von einer Steigerung des Blattgewichtes auf das Doppelte die Blattbewegungen nicht beeinflusst werden. Wie ich noch erwähnen will, wurden meine Ergebnisse vorwiegend durch Versuche an Phaseolus multiflorus, Dahlia spec. Fuchsia, Acer platanoides, Ficus elastica und Gingko biloba gewonnen.

Es wäre nun natürlich ein Irrthum, wenn man aus den mitgetheilten Versuchsergebnissen etwa die allgemeine Folgerung ziehen wollte, das Blattgewicht sei in allen Entwicklungsstadien des Blattes für dessen Bewegung ohne Bedeutung. Die Bewegungen zur fixen Lichtlage gelangen bekanntlich in den meisten Fällen erst zur Ausführung, wenn das Blatt nahezu seine völlige Grösse erreicht hat. Sehr schön ist dies z. B. an unserer Rosskastanie zu beobachten, bei der die kleinen Blättchen bis zu ihrer völligen Ausbildung am Hauptblattsiel, ihrem Eigengewicht folgend, senkrecht herunterhängen, bis eines Tages die Bewegungen zur Lichtlage erfolgen, wodurch der äussere Habitus eines Baumes nicht selten eine völlige Aenderung erfährt. Bevor aber dieses Stadium eingetreten ist, steht das Wachsthum des Blattstieles in hohem Maasse unter der Herrschaft des Blattgewichtes; wird dieses noch künstlich vergrössert, so folgt, wie dies z. B. recht schön bei Gingko biloba zu beobachten ist, der Blattstiel dem Gewichte oft mehrere Tage hindurch rein passiv, bis schliesslich in einem bestimmten Entwicklungsstadium die Bewegungen zur Lichtlage ausgeführt werden, unabhängig von der Wirkung des Blattgewichtes.

Was lässt sich nun aus unsern soeben erörterten Versuchen über die Bedeutung des Blattgewichtes betreffs des Zustandekommens der fixen Lichtlage schliessen? Ich meine, vorläufig nichts. Ob die Lichtstellung der Blätter mit Frank als eine besondere Wirkung des Lichtes oder mit H. de Vries und Wiesner als eine Gleich-

gewichtslage bekannter Kräfte aufzufassen ist, darüber geben unsere obigen Versuche keinerlei Aufschluss. Denn da das Wachsthum der Blattstiele noch unter der Einwirkung einer Anzahl anderer Kräfte, vor Allem der Epinastie und dem Geotropismus, steht, so lässt sich über die Natur der Lichtlage erst dann etwas Bestimmtes aussagen, wenn wir die Bedeutung der letzteren Kräfte für die Blattstielbewegungen genauer kennen. Vöchting geht darum meiner Meinung nach über das zulässige Maass hinaus, wenn er aus denselben Versuchen die Folgerung zieht, „dass die Lichtstellung unserer Blätter, gleichviel ob sie durch einfache Krümmung oder durch Torsion erfolgt, durch den Einfluss des Lichtes bedingt wird.“

Vöchting stellt ausserdem bei dieser Gelegenheit O. Schmidt gegenüber die Behauptung auf, dass es heliotropische Torsionen gebe, wenn auch deren Ausbleiben auf dem Klinostaten noch unerklärt sei. Ich meine, auch diese Ansicht lässt sich augenblicklich nicht begründen, denn so viel ich habe ermitteln können, ist noch nirgends eine „heliotropische Torsion“ mit Sicherheit zur Beobachtung gelangt, auch in den Versuchen Vöchting's nicht, in denen es sich vorwiegend nur um Krümmungen der Blattstiele handelt. Hätte Vöchting auf dem Klinostaten bei alleiniger Wirkung des Lichtes Blattstieltorsionen beobachtet, so würde er diese wichtige Thatsache ohne Zweifel O. Schmidt gegenüber hervorgehoben haben. Von Torsionen aber, die ausserhalb des Klinostaten auftreten, lässt sich ohne Weiteres nichts Bestimmtes aussagen, auch wenn es feststeht, dass an ihrem Zustandekommen das Blattgewicht unbetheiligt ist; denn ausserhalb des Klinostaten ist ausser dem Licht und der Epinastie auch der Geotropismus in Betracht zu ziehen. So lange wir über das Zustandekommen der Blattstieltorsionen noch gänzlich im Unklaren sind, kann dem Licht a priori keine andere Wirkung zugeschrieben werden, wie jeder anderen einseitig wirkenden Kraft; danach kann das Licht als solches wohl Krümmungen des Blattstieles, nicht aber Torsionen desselben bedingen. Diese sind also nur möglich, wenn sich mit der Wirkung des Lichtes zum mindesten noch eine andere Kraft in bestimmter Weise combinirt, mag diese Kraft nun in der Epinastie, im Geotropismus oder in einer entsprechenden Gewebeanordnung des Blatt-

stieles[1]) gegeben sein. Von rein heliotropischen Torsionen wäre man erst dann zu sprechen berechtigt, nachdem man gezeigt hätte, dass durch das Licht an radiär gebauten Pflanzentheilen solche Aenderungen im inneren Bau derselben hervorgerufen werden, dass sich die betreffenden Pflanzentheile nunmehr unter der einseitigen Wirkung des Lichtes tordiren müssen. Giebt es aber solche Torsionen, dann müssen dieselben unbedingt auch auf dem Klinostaten eintreten und zwar um so eher, als das Licht unter diesen Umständen unbeeinflusst von allen störenden Momenten zur Wirkung gelangen kann.

---

2. Das Wachsthum der Blätter, der Einwirkung äusserer Kräfte entzogen.

Bevor mit einiger Sicherheit beurtheilt werden kann, in welcher Weise eine äussere Kraft, wie das Licht oder die Schwere, das Blattstielwachsthum zu beeinflussen vermag, muss man natürlich darüber orientirt sein, wie das Wachsthum eines Blattes verläuft, wenn dasselbe der Einwirkung genannter Kräfte gänzlich entzogen ist. Es liegt offenbar zum Theil in einer ungenügenden Bekanntschaft mit diesen Verhältnissen begründet, dass man bis jetzt in unserer Frage über Beschreibungen und allgemeine Erörterungen nicht weit hinausgekommen ist. — Nachdem ich die Bedeutung des Blattgewichtes für die Stielbewegungen hatte kennen gelernt, waren alle meine Experimente zunächst darauf gerichtet, über dasjenige Wachsthum des Blattes Klarheit zu gewinnen, welches in der inneren Organisation desselben begründet liegt. Soviel ich weiss, sind systematisch durchgeführte Klinostatenversuche zur Lösung dieser Frage noch nicht vorhanden; und was meine eigenen Experimente nach dieser Seite hin betrifft, so sollte mit denselben der vorliegende Gegenstand in keiner Weise erschöpft werden, ich wollte vielmehr vorerst nur für bestimmte Fälle darüber orientirt sein, ob und welche Krümmungen und Torsionen der Blattstiele aus rein inneren Ursachen eintreten.

1) Siehe hierüber auch die oben citirte Mittheilung von H. Ambronn: Ueber heliotropische und geotropische Torsionen.

Der Einwirkung äusserer Richtkräfte sind die Pflanzen entzogen, wenn man sie unter sonst günstigen Wachsthumsbedingungen im Dunkelzimmer um ihre eigene Axe in horizontaler Lage rotiren lässt. Da unter diesen Umständen nicht nur die Wirkung des Lichtes, sondern auch diejenige der Schwerkraft aufgehoben ist, so können die nunmehr eintretenden Wachsthumserscheinungen nur der Ausdruck innerer Organisationsverhältnisse sein. Um ganz zuverlässige Beobachtungen zu bekommen, muss man die Rotation der Pflanzen erst eine Zeit lang andauern lassen, damit Nachwirkungserscheinungen möglichst ausgeschlossen sind. Was überhaupt die Dauer der Versuche betrifft, so können diese nach meinen Erfahrungen mit Chlorophyllpflanzen im Dunkeln nur auf drei bis vier Tage ausgedehnt werden; es treten dann pathologische Erscheinungen ein, die eine Beendigung des Versuches nothwendig machen. Zum Zweck einer allgemeinen Orientirung ist eine derartige Versuchsdauer hinreichend lang. Beabsichtigt man dagegen die Versuche über einen grösseren Zeitraum auszudehnen, dann dürfen dieselben natürlich nur unter Lichtzutritt angestellt werden, jedoch so, dass das Licht nicht einseitig zur Wirkung gelangt. Dies ist durch ein geeignetes Anbringen von Spiegelflächen zu erreichen, die eine allseitig gleichmässige Beleuchtung der Versuchsobjecte bedingen. Sind die letzteren nicht zu gross, dann genügt es auch, dieselben parallel zur Fensterfläche in horizontaler Lage rotiren zu lassen. Auch bei dieser Versuchsanstellung werden alle Pflanzentheile annähernd gleichmässig beleuchtet; ein Blatt z. B., welches, dem Fenster zugekehrt, das Licht an der Vorderseite empfängt, wird bei einer Drehung der Pflanze um 180° an der Rückseite beleuchtet; die einseitige Wirkung des Lichtes hebt sich also in den verschiedenen Lagen der Pflanze auf. Lässt man nun unter den skizzirten Bedingungen verschiedene Pflanzen mit Hülfe des Klinostaten rotiren, dann machen sich schon innerhalb kurzer Zeit, je nach der Pflanzenart, ungleich intensive Krümmungen des Blattes bemerkbar, während der Spross, von untergeordneten Nutationen abgesehen, in gerader Linie weiter wächst, eine Erscheinung, die natürlich in der verschiedenen Organisation von Spross und Blatt begründet liegt. Denn während jener radiären Bau besitzt, gelangen an diesem bekanntlich in den meisten Fällen zwei verschiedene Seiten, eine Bauch- und Rückenseite, zur Aus-

bildung, die sich auch physiologisch verschieden verhalten. Die auf dem Klinostaten zu beobachtenden Krümmungen der Blattstiele und zum Theil auch der Blattfläche beruhen nun in der Regel auf einem ungleichen Wachsthum der verschiedenen Seiten eines Blattes, worauf ich nachher noch in Kürze zurückkomme.

Hier verdient zunächst die wichtige Thatsache hervorgehoben zu werden, dass auf dem Klinostaten, so lange die Pflanzen der einseitigen Wirkung des Lichtes und der Schwere entzogen sind, niemals Drehungen der Blattstiele zur Beobachtung gelangen. Diese Thatsache, dass sich die Blattstiele niemals aus rein inneren Ursachen tordiren, ist deshalb von so grosser Bedeutung, weil daraus mit Bestimmtheit gefolgert werden kann, dass an allen in der Natur vorkommenden Torsionen entweder das Licht oder der Geotropismus, oder beide Kräfte zugleich in irgend einer Weise betheiligt sein müssen. Da es nicht meine Absicht ist, hier in eine Erörterung der Frage nach dem Zustandekommen der Torsionen einzutreten, so beschränke ich mich einstweilen auf die Hervorhebung der erwähnten Erscheinung. Nur gestatte ich mir noch ein paar Bemerkungen über die Ansicht Noll's betreffs der Ursachen der Blattstieltorsionen hier einzuschalten. In seiner Arbeit „über die normale Stellung zygomorpher Blüthen und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben“ [1]) kommt Noll in einer kritischen Erörterung der Arbeiten von Frank, H. de Vries und anderer auch auf die Lichtlage der Blätter zu sprechen, selbstverständlich ohne die Absicht, anhangsweise eine Lösung dieses schwierigen Problems zu versuchen. Wie ich als bekannt voraussetze, glaubt Noll zur Erklärung der Blüthenbewegungen eine seiner Meinung nach neue Bewegungsform annehmen zu müssen, die sogenannte Lateralbewegung, für die er den wenig glücklich gewählten Terminus „Exotropie“ gebraucht. Diese Exotropie soll nun nach Noll nicht nur beim Zustandekommen der Blüthen- und Blüthenstieldrehungen eine grosse Rolle spielen, sondern auch an den Blattstieldrehungen in hervorragendem Maasse betheiligt sein. Indessen stützt sich diese Ansicht nur auf Versuche mit

1) Arbeiten d. bot. Inst. zu Würzburg, III. Bd, 3. Heft, Leipzig 1887, p. 354 ff.

senkrecht abwärts gebundenen Zweigen von Philadelphus coronarius, in welchen auch alle übrigen Kräfte, wie Licht, Schwere und Epinastie, zur Wirkung gelangten, und die darum auch andere Erklärungen als die von Noll gegebene zulassen. Was sodann die Exotropie selber betrifft, so scheint es mir ebenfalls fraglich (jedenfalls bedarf es einer genaueren Untersuchung), ob die von Noll angegebenen Ursachen derselben richtig sind. Es soll nämlich die exotropische Bewegung ihre Entstehung nicht der Wirkung einer äusseren Kraft, der Schwere oder des Lichtes, verdanken, sondern auf einer inneren, weiter nicht zu erklärenden Disposition der Pflanze beruhen. Ist dem so, dann muss meiner Meinung nach die Exotropie unbedingt auch auf dem Klinostaten eintreten, was indessen nach eigenen Versuchen unseres Autors nicht geschieht. Noll geräth also mit seiner Exotropie in eine Sackgasse, ohne einen Ausweg aus derselben zu finden. Angesichts dieser Thatsache ist es nicht recht verständlich, wie unser Autor trotzdem die Behauptung aufstellen kann, dass sich nach seiner Erklärungsweise im Gegensatz zu der von Frank gegebenen die Erscheinungen „auf sehr einfache und natürliche Weise ihres wunderbaren Anstriches entkleiden“.

Um nun auf meine eigenen Untersuchungen zurückzukommen, so erinnere ich zunächst wieder an die bereits hervorgehobene Thatsache, dass auf dem Klinostaten keine Torsionen, wohl aber ausgesprochene Krümmungen der Blattstiele eintreten. Diese in einer Ebene sich vollziehenden Blattstielkrümmungen, an welchen sich bei verschiedenen Pflanzen auch die Blattfläche betheiligt, kommen nach meinen Untersuchungen stets, wenn nicht besondere Gelenkpolster vorhanden sind, durch ein stärkeres Wachsthum der Blattoberseite zu Stande; es handelt sich also um eine Erscheinung, die als „Epinastie“ oder besser „longitudinale Epinastie“ längst bekannt ist. Unter den Pflanzen, mit denen ich experimentirte, sind besonders Dahlia und Phaseolus durch eine starke Epinastie ausgezeichnet, die sich auf dem Klinostaten bereits in den ersten Stunden des Versuches durch bedeutende Krümmungen des Blattstieles bemerkbar macht. Dabei ist aber der äussere Charakter der auf Epinastie beruhenden Blattkrümmungen bei Phaseolus total verschieden von demjenigen bei Dahlia; denn während die Epinastie der Phaseolusblätter fast ausschliesslich auf das untere Gelenkpolster, also auf eine

verhältnissmässig kleine Region des Blattes beschränkt ist, betheiligen sich bei Dahlia die Blätter, sofern sie nicht zu alt, fast in ihrer ganzen Länge an der Epinastie; und dieselben Verschiedenheiten kehren in mehr oder weniger ausgeprägter Weise bei anderen Pflanzen wieder.

Bringt man junge Dahliapflanzen auf den Klinostaten, dann erfährt nicht nur der spitze Winkel zwischen Blattstiel und Spross in Folge von Epinastie der unteren Blattstielpartien eine Erweiterung, sondern es krümmen sich auch bei nicht zu alten Blättern die oberen Blattstielregionen und ebenso auch die Blattfläche nach rückwärts, oft so weit, dass die Spitze des Blattes rückwärts mit dem Spross in Berührung tritt. Wird der Versuch auf eine längere Zeit ausgedehnt, dann geht die geschilderte Bewegung bei jüngeren Blättern in der Regel noch weiter, indem sich das bogenförmig zurückgeschlagene Blatt seitlich an der Sprossaxe vorbeischiebt und sich nun wieder nach aufwärts bewegt. Das Blatt rollt sich mit anderen Worten in Folge seiner Epinastie in einer Ebene spiralförmig auf.

Um die Epinastie hinsichtlich ihrer Wirkung in denjenigen Fällen, in welchen an einer Blattbewegung ausser ihr noch andere Kräfte betheiligt sind, auch nur mit einiger Sicherheit beurtheilen zu können, muss man natürlich mit den Differenzen der epinastischen Krümmung nicht nur bei verschiedenen Versuchspflanzen, sondern auch bei verschiedenen Blättern derselben Pflanze einigermaassen vertraut sein. — Auch bei den Blättern derselben Pflanze zeigt die Epinastie je nach dem Entwicklungsstadium, in welchem sich die Blätter befinden, einen etwas verschiedenen Charakter, eine Erscheinung, die offenbar mit Verschiedenheiten in der Wachsthumsweise der meisten Blätter in den successiven Entwicklungsstadien zusammenhängt. Bekanntlich beruht die Verlängerung der Blattstiele in den ersten Entwicklungsstadien auf einem ziemlich gleichmässigen Wachsthum aller Zonen; und dementsprechend ist auch der Blattstiel in seiner ganzen Länge an der epinastischen Krümmung betheiligt. In dieser Wachsthumsweise des Blattstieles tritt aber früher oder später eine Aenderung ein derart, dass sich der Zuwachs auf bestimmte Zonen beschränkt, von denen in der Regel besonders ausgeprägt zwei vorhanden sind, die eine am unteren

Ende des Blattstieles, die andere dicht unterhalb der Spreite[1]). Es verdient nun vor Allem hervorgehoben zu werden, dass das Blatt für gewöhnlich erst die Bewegungen zum Erreichen der Lichtlage ausführt, wenn sich bereits der zuletzt angegebene Verlängerungsmodus herausgebildet hat.

Zur richtigen Beurtheilung der zum Erlangen der Lichtstellung nothwendigen Blattbewegungen ist ferner die Thatsache von grosser Bedeutung, dass die fraglichen Blattstielregionen in epinastischer Hinsicht nicht selten in sofern ein ganz verschiedenes Verhalten zeigen, als oft nur der untere Theil durch Epinastie ausgezeichnet ist, während die obere Blattstielregion entweder gar keine, oder nur geringe Spuren derselben erkennen lässt. Dies gilt z. B. nach meinen Untersuchungen von den Blattstielen verschiedener Pelargonien-Arten, von Trapaeolum und bis zu einem gewissen Grade auch von Phaseolus multiflorus, deren Blattstiele bekanntlich durch zwei besondere Polster ausgezeichnet sind. Bringt man bereits ältere, mit einer grösseren Anzahl Blätter versehene Phaseoluspflanzen auf den Klinostaten, so schlagen sich die noch jugendlichen, dreigetheilten Blätter in Folge der starken Epinastie des unteren Gelenkpolsters so weit zurück, dass der Blattstiel nach rückwärts in seiner ganzen Länge an den Hauptspross zu liegen kommt. Sind auch die bereits älteren dreigetheilten und die primordialen Blätter nicht in dem Maasse epinastisch, so erfahren sie doch ebenfalls nicht unbedeutende Zurückkrümmungen, so weit, dass der anfänglich spitze Winkel zwischen Blattstiel und Spross sich auf 120° und noch mehr erweitert. Viel wichtiger aber als diese Thatsache ist für unsere Fragen der Umstand, dass das obere Blattstielpolster in viel geringerem Maasse epinastisch ist, was ja aus dem Grade der Einkrümmung auf dem Klinostaten leicht zu ersehen ist. Dass derartige Versuche mit Phaseolus wegen der Tag- und Nachtstellung der Blätter nicht im Dunkelzimmer angestellt werden dürfen, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden.

Abgesehen davon, dass keine besonderen Polster zur Ausbildung gelangen, gilt das von Phaseolus Gesagte für eine Reihe anderer

1) Eingehende Untersuchungen über die Verlängerungsweise der Blattstiele in verschiedenen Entwicklungsstadien finden sich bei: Uhlitzsch, Untersuchungen über das Wachsthum der Blattstiele, Dissertation, Leipzig 1887.

Pflanzen; als exquisites Beispiel will ich hier nur Aristolochia clematitis anführen. Dasselbe Verhalten zeigen nach den Untersuchungen Vöchting's die Malva-Arten, deren Blattstiele auch nur im untern Theile epinastisch sind.

Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse bei einer Reihe anderer Pflanzen, z. B. bei Fuchsia, Dahlia u. s. w. Hier ist nach meinen Untersuchungen, wie dies ja auch schon aus unserer obigen Beschreibung der Blattstielkrümmungen von Dahlia hervorgeht, nicht nur der untere, sondern auch der obere Theil des Blattstieles, besonders dort, wo derselbe in die Spreite übergeht, in hohem Maasse epinastisch.

Wie schon diese Andeutungen zur Genüge zeigen, ist das äussere Bild der Epinastie bei den verschiedenen Pflanzen und bei den verschiedenen Blättern derselben Pflanze ein ungleiches, je nachdem die Verhältnisse in den Einzelfällen liegen, ob sich das Blatt in seiner ganzen Länge an der Epinastie betheiligt, oder ob diese auf bestimmte Zonen beschränkt ist, ob sich ferner diese Zonen gleich verhalten oder wiederum Verschiedenheiten zeigen. Wo es sich um die Bewegungen des Blattes zur Lichtlage handelt, kommt es genau darauf an, diese verschiedenen Fälle der Epinastie, wie wir noch sehen werden, auseinander zu halten; damit, dass man das Blatt schlechtweg als epinastisch bezeichnet, ist für eine mechanische Betrachtung der Blattbewegungen nichts gewonnen.

So ungleich nun auch der äussere Charakter der Epinastie in den verschiedenen Fällen sein mag, so repräsentirt dieselbe doch insofern eine einfache Bewegungsform, als es sich stets nur um Krümmungen des Blattes in einer und derselben Ebene handelt, mögen sich nun diese Krümmungen auf die ganze Länge des Blattes erstrecken, oder auf bestimmte Zonen desselben beschränkt sein. Ich befinde mich hier in einem gewissen Gegensatz zu Wiesner, der in einer vorläufigen Mittheilung „über einige neue Thatsachen, welche zur mechanischen Erklärung der spontanen Nutation und der fixen Lichtlage der Blätter herangezogen werden können“ [1]), die Ansicht vertritt, dass die Epinastie unter Umständen eine äusserst complicirte Erscheinung repräsentire. Es heisst darüber l. c. p. 677: „Die Epinastie

1) Bot. Ztg. 1884, p. 657.

theilt mit vielen anderen, gleichfalls biologisch wichtigen Erscheinungen die Eigenthümlichkeit, einen sehr einheitlichen Charakter an sich zu tragen und doch auf verschiedene Weise zu Stande zu kommen, den Eindruck einer einfachen Erscheinung zu machen, und dennoch — wenigstens in besonderen Fällen — auf dem Zusammenwirken mehrerer Processe zu beruhen;" und einige Zeilen weiter: „Zu diesen so einheitlich erscheinenden, aber doch häufig so complicirten Erscheinungen gehört auch die fixe Lichtlage der Blätter." Ohne mich hier in eine ausführliche Kritik der Wiesner'schen Auseinandersetzung einzulassen, will ich nur bemerken, dass sich die vorstehend wörtlich angeführte Ansicht selbst dann kaum halten lässt, wenn man alles das als richtig zugiebt, was Wiesner über die Aenderungen des „Biegungswiderstandes" der verschiedenen Seiten eines Blattstieles unter dem Einfluss des Lichtes, über das Latentwerden der Epinastie u. s. w. vorbringt; denn die Epinastie äussert sich in sichtbarer Form stets nur als Krümmung des Blattes in einer Ebene, während die Bewegungen des Blattes zur Lichtlage in der Regel ganz anderer Natur sind. — Ausserdem meine ich, dass auch die Ursachen der Epinastie, soweit es sich um vorliegende Fragen handelt, sehr einfacher Natur sind. In den weitaus meisten Fällen beruht die Epinastie auf einem einseitig stärkeren Wachsthum des Blattes, wobei es für unsere Zwecke ganz gleichgültig ist, welche speciellen Ursachen diesem Wachsthum zu Grunde liegen. In anderen Fällen, zumal wenn Gelenkpolster vorhanden sind, kann die epinastische Krümmung bekanntlich auch durch einen grösseren hydrostatischen Druck in den Zellen der Blattoberseite bedingt werden; und endlich drittens ist der Fall denkbar, dass die widerstandsfähigen Gewebeelemente (Bastzellen u. s. w.) an der Unterseite des Blattes eine stärkere Ausbildung als an der Oberseite erfahren; es muss natürlich unter diesen Umständen auch bei allseitig gleichmässigem Wachsthumsbestreben der Zellen und bei gleichem hydrostatischen Druck eine Krümmung nach der Blattunterseite erfolgen. Andere Ursachen der Epinastie als die angeführten giebt es nicht, abgesehen von den etwa durch das Blattgewicht hervorgerufenen Krümmungen, die ja auf dem Klinostaten ausgeschlossen sind. Wie nun auch immer die Verhältnisse in den Einzelfällen liegen mögen, ob die Ursachen der Epinastie, wie dies Wiesner's Ansicht zu sein scheint, von dem

Licht beeinflusst werden oder nicht, ob jede der genannten Ursachen für sich allein oder gleichzeitig mit andern zur Wirkung kommt, immer repräsentirt die Epinastie eine einfache Bewegungsform und zwar eine Krümmung des Blattes nur in einer Ebene.

---

3. Die Bedeutung des Lichtes und des Geotropismus für die Blattbewegungen.

Lässt man nun, nachdem man sich durch geeignete Experimente über das aus rein inneren Ursachen stattfindende Blattwachsthum hinreichend orientirt hat, mit der Epinastie zunächst eine äussere Kraft, z. B. einseitiges Licht, auf die Blätter einwirken, so compliciren sich die Verhältnisse sofort in ganz erheblichem Maasse. Denn da das Blattwachsthum nunmehr unter der Einwirkung zweier Kräfte, der Epinastie und des Lichtes, steht, kommt es darauf an, über die verschiedenen Blattbewegungen klar zu werden, die bei verschiedenen Combinationen der fraglichen Kräfte eintreten müssen. Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse für diejenigen Fälle, in denen das Licht mit der Epinastie in derselben Ebene zur Wirkung gelangt, denn unter diesen Umständen findet zwischen der einseitigen Wirkung des Lichtes und derjenigen der Epinastie, je nach der Natur des Experimentes, einfache Addition oder Subtraction statt. Für eine mechanische Betrachtung der Bewegungen gewinnt der vorliegende Gegenstand erst dann eine gewisse Bedeutung, wenn Licht und Epinastie nicht mehr in derselben Ebene, sondern unter verschiedenen Winkeln zu einander zur Wirkung kommen, Bedingungen, unter denen den Blättern, wie man leicht einsieht, die Möglichkeit genommen ist, die Lichtlage durch einfache Krümmungen zu erreichen; es sind dazu grössere oder geringere Blattstieldrehungen erforderlich, deren mechanische Erklärung mit so grossen Schwierigkeiten verbunden ist.

Was nun das Zusammenwirken von Licht und Epinastie in den concreten Fällen betrifft, so ist ferner zu beachten, in welchen Regionen des Blattstieles (wenn von diesem die Blattbewegungen ausgeführt werden) die fraglichen Kräfte gewissermaassen angreifen, ob

zusammen an demselben Orte des Blattstieles, oder räumlich getrennt von einander. Wie wir im vorigen Kapitel sahen, gelangen die Lichtbewegungen gewöhnlich in einem Entwicklungsstadium des Blattes zur Ausführung, in welchem das Wachsthum des Blattstieles auf bestimmte Regionen, in der Regel auf eine untere und auf eine obere localisirt ist. Wie wir ferner sahen, verhalten sich diese Zuwachsregionen des Blattstieles in epinastischer Hinsicht bei einer Anzahl von Pflanzen höchst ungleich, indem nicht selten die Epinastie auf die untere Blattstielregion beschränkt bleibt. Demgegenüber ist nun die nicht unwichtige Thatsache hervorzuheben, dass bei allen von mir untersuchten Pflanzen die Bewegungen zur fixen Lichtlage ausschliesslich in der oberen Blattstielregion ausgeführt werden. Ob es hierbei nun, wie dies Vöchting bei Malva gefunden hat, zur Ausbildung eines äusserlich nicht sichtbaren Gelenkpolsters kommt, ist von mir nicht näher untersucht worden.

Für das ganz verschiedene Verhalten der oberen und unteren Blattstielregion resp. der Blattstielpolster dem Licht gegenüber liefert wiederum Phaseolus ein überaus instructives Beispiel; man kann hier das untere Polster durch Bestreichen mit schwarzer Tusche oder durch Beschattung mit schwarzem Papier der Wirkung des Lichtes gänzlich entziehen, ohne dadurch die Bewegungen des Blattes zur Lichtlage im Geringsten zu beeinträchtigen. Dagegen gelangt diese Bewegung sofort zum Stillstand, wenn man das obere Polster der Lichtwirkung entzieht. Die beiden Blattstielpolster verhalten sich also dem Licht und der Epinastie gegenüber ganz verschieden.

In all' diesen Fällen kann nun von einem Zusammenwirken des Lichtes und der Epinastie insofern nicht die Rede sein, als die Angriffspunkte beider Kräfte in verschiedenen Regionen des Blattstieles liegen. Beim Ausschluss des Geotropismus stehen die Bewegungen des Blattes zur Lichtlage ausschliesslich unter der Herrschaft des Lichtes, und die Epinastie kann diese Bewegungen nur soweit beeinflussen, als sie den Weg, den ein Blatt zur Lichtlage zurückzulegen hat, je nach der Stellung des Blattes zum Licht grösser oder kleiner macht, Verhältnisse, die wohl keiner weiteren Auseinandersetzung bedürfen. Es ist ferner einleuchtend, dass bei einer räumlichen Trennung von Epinastie und Lichtwirkung keine Torsionen der Blatt-

stiele möglich sind, die auf einem Zusammenwirken genannter Kräfte beruhen. Um sich hiervon zu überzeugen, braucht man nur durch Befestigen des unteren Theiles des Blattstieles die Epinastie ausser Wirkung zu setzen. Das Blatt führt auch dann seine Bewegungen zur Lichtlage aus, nur mit dem vorhin betonten Unterschiede, dass es dazu, je nach der Natur des Experimentes, einen kürzeren oder längeren Weg nöthig hat als unter gleichzeitiger Wirkung der Epinastie.

Bevor ich nun weitergehe, sei es mir kurz anzudeuten gestattet, wie man auf Grund vorstehend erörterter Thatsachen durch bestimmte Versuche über die Betheiligung verschiedener Kräfte an den Blattbewegungen sichere Schlüsse zu gewinnen im Stande ist. — Vermögen Blätter mit den eben geschilderten Eigenschaften des Stieles auf dem Klinostaten, wie sie auch immer vom Licht getroffen werden, stets eine fixe Lichtlage anzunehmen, und zwar, was besonders hervorzuheben ist, mit denselben Bewegungen, die sie bei derselben Stellung zum Licht auch ausserhalb des Klinostaten ausführen würden, so folgt daraus zunächst die Thatsache, dass an dem Zustandekommen der Blattbewegungen der Geotropismus auch in der Natur unbetheiligt ist. Da die Epinastie hier nicht in Frage kommt, und da man ferner dem Licht als einseitig angreifende Kraft nur eine krümmende Wirkung zuschreiben kann, so setzen die auf dem Klinostaten etwa eintretenden Torsionen eine derartige Organisation (Zellen- oder Gewebeanordnung) des Blattstieles voraus, dass bei einseitiger Wirkung des Lichtes eine bestimmte Blattstieldrehung resultiren muss. Oder, was dasselbe ist, die zweite Kraft, die zum Hervorbringen einer Blattstieldrehung ausser dem Licht zum mindesten noch gefordert werden muss, ist uns in den Organisationsverhältnissen des Blattstieles gegeben. Eine andere Möglichkeit, die Torsionen unter den angegebenen Bedingungen zu erklären, giebt es meiner Meinung nach nicht; es wäre nur noch denkbar, dass die fragliche Organisation resp. die zweite Kraft erst durch die Einwirkung des Lichtes hervorgerufen würde.

Unterbleiben aber auf dem Klinostaten die Torsionen, wo sie zum Erlangen einer Lichtlage der Blätter erforderlich sind, so folgt daraus die sichere Thatsache, dass zum Zustandekommen von Blattstieldrehungen ausser dem Licht noch eine zweite äussere Kraft, und

zwar der Geotropismus, nothwendig ist. Dabei ist aber nicht zu vergessen, dass hier nur Blätter in Frage kommen, deren Blattstiele in der Region, in welcher die Lichtbewegungen erfolgen, nicht epinastisch sind. Wie wir nachher sehen werden, können Torsionen auch unter bestimmter Mitwirkung der Epinastie zu Stande kommen.

Indem ich nunmehr zu einer kurzen Besprechung meiner Experimente übergebe, will ich zunächst die wichtige Thatsache hervorheben, dass es keine heliotropischen Torsionen giebt. Ueberall, wo die Lichtlage nur mit Hülfe bestimmter Blattstieldrehungen erreicht werden kann, ist ausser dem Licht noch die Mitwirkung einer anderen Kraft, und zwar in einer anderen Ebene als derjenigen des Lichtes, erforderlich. Ist eine derartige zweite Kraft (auf dem Klinostaten) nicht vorhanden, dann kommt eine Lichtlage entweder gar nicht oder nur in abnormer Weise zu Stande, vorausgesetzt natürlich, dass dazu Blattstieltorsionen nothwendig sind. Dagegen vermögen die Blätter in allen Fällen eine Lichtstellung anzunehmen, wenn dazu blosse Blattstielkrümmungen ausreichen, was ja stets der Fall ist, wenn sämmtliche Kräfte in derselben Ebene, nämlich der epinastischen, zur Wirkung gelangen.

Wie aber gelegentlich schon betont wurde, können die letzteren Fälle für eine mechanische Betrachtung des vorliegenden Gegenstandes nur ein untergeordnetes Interesse beanspruchen, weil sie uns über den wichtigsten Punkt, über das Zustandekommen der Blattstieldrehungen, keinerlei Aufschluss geben. Darum berechtigen auch die Versuche Vöchting's nicht zu der allgemeinen Schlussfolgerung, die der Autor betreffs der Natur der fixen Lichtlage daraus zieht. Ueberdies meine ich, dass einigen Versuchen Vöchting's hinsichtlich des Zustandekommens der Lichtlage eine Beweiskraft ohne Weiteres nicht zugeschrieben werden kann; dies gilt von denjenigen Experimenten[1]), in welchen Topfpflanzen von Malva parallel zur Fensterfläche in horizontaler Lage um ihre eigene Axe rotirten. Sind derartige Pflanzen nur schwach beblättert, so dass Schattenwirkungen nicht in Betracht kommen, so werden alle Theile derselben einer annähernd gleichmässigen Beleuchtung ausgesetzt, weil sich die Wirkung des Lichtes in den verschiedenen Lagen der Pflanze aufhebt.

1) Bot. Ztg. 1888, p. 531.

Den Blättern ist unter diesen Umständen die Möglichkeit genommen, sich in bestimmter Weise gegen das Licht zu orientiren.

Trotzdem aber hat sich nach den Angaben Vöchting's eine fixe Lichtlage herausgestellt, und zwar derart, dass alle Blätter, wenn sie dem Fenster zugekehrt waren, senkrecht zum horizontal einfallenden Licht standen, eine Stellung, welche die Blätter bei der weiteren Drehung der Pflanze unverändert beibehielten, z. B. auch dann, wenn bei einer Drehung um 180° ihre Rückseite beleuchtet wurde. Da die Intensität des Lichtes vom Fenster nach dem Zimmer hin allmählig abnimmt, so sind die Blätter, dem Fenster zugewandt, an ihrer Oberseite etwas stärker beleuchtet als bei einer Drehung der Pflanze um 180° an der Rückseite. Die Blätter von Malva sollen nun nach Vöchting in der That dem Licht gegenüber so empfindlich sein, dass ihre auffallende Stellung von dem geringen Unterschied in der fraglichen Lichtintensität bedingt wird. Dabei ist aber von Vöchting die Frage nicht geprüft, ob die erwähnte Blattstellung nicht vielleicht ausschliesslich auf inneren Wachsthumsursachen beruht; betreffs der beobachteten Winkeländerung zwischen Blattstiel und Spross auf dem Klinostaten ist dies ja keinem Zweifel unterworfen; es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass auch die beobachtete Winkeländerung zwischen Stiel und Spreite dieselben Ursachen hat, und dass darum die vermeintliche Lichtstellung vom Licht unabhängig ist. Jedenfalls lassen sich aus den angegebenen Versuchen so lange keine zuverlässigen Folgerungen ziehen, als man nicht weiss, wie sich die Blattstellung auf dem Klinostaten im Dunkeln bei Ausschluss aller äusseren Richtkräfte gestaltet.

Meine Versuche sind zufälliger Weise zum Theil an Pflanzen ausgeführt, bei denen die Verhältnisse ähnlich liegen, wie bei den von Vöchting ausschliesslich benutzten Malva-Arten. Es sind dies die als Zimmerpflanzen so häufigen Pelargonien, von denen ich besonders Exemplare mit annähernd kreisrunder oder nierenförmiger Blattspreite zu den Versuchen auswählte. Da die Blattstiele in ihrer oberen Region unterhalb der Spreite, in der die Bewegungen zur Lichtlage erfolgen, nicht epinastisch sind, so fällt bei der Beurtheilung der Blattstielbewegungen die Epinastie fort; es kommen dabei nur das Licht und der Geotropismus in Frage.

Wie leicht einzusehen ist, können die fraglichen Pelargonien-Blätter durch Winkeländerungen zwischen Blattstiel und Spreite und durch einfache Krümmungen des Blattstieles bei jeder beliebigen Stellung der Pflanze die Lichtlage erreichen; Blattstieldrehungen sind dazu nicht erforderlich, und diese gelangen auch in Wirklichkeit an Exemplaren mit kreisförmiger Blattspreite nicht zur Beobachtung.

Die Klinostatenversuche mit Pelargonien wurden stets in der Weise ausgeführt, dass die Pflanze mit ihrer Axe als Radius eine zum Fenster parallele Kreisfläche beschrieb. Die Pflanzen waren so unter Aufhebung des Geotropismus einer einseitigen Beleuchtung ausgesetzt, wobei der Hauptspross von dem annähernd horizontal einfallenden Licht unter rechtem Winkel getroffen wurde. Dass zu allen Versuchen ein nach dem Fenster hin offener Dunkelkasten Verwendung fand, versteht sich von selbst. Während der Klinostatenversuche wurden Exemplare von möglichst gleichem Aussehen in derselben Weise der einseitigen Lichtwirkung ausgesetzt, nur mit dem Unterschiede, dass mit dem Licht auch der Geotropismus zur Wirkung gelangen konnte.

In sämmtlichen nach der angegebenen Methode mit Pelargonium durchgeführten Klinostatenversuchen vermochten die Blätter die fixe Lichtlage zu erreichen, und zwar durch einfache Krümmungen der oberen Blattstielregion unterhalb der Spreite. Genau in derselben Weise wurde die Lichtlage auch von den Blättern derjenigen Exemplare erreicht, die gleichzeitig unter der Einwirkung der Schwerkraft standen. Nur betreffs der Zeit, die einerseits unter Mitwirkung des Geotropismus, andererseits bei Ausschluss des letzteren auf dem Klinostaten zum Erlangen der Lichtstellung gebraucht wurde, war zuweilen ein deutlicher Unterschied wahrzunehmen: Die Blätter vermochten die Lichtlage auf dem Klinostaten viel früher anzunehmen als ausserhalb desselben, und ich glaube nicht, dass diese Erscheinung eine rein zufällige war. Da die Blattstiele von Pelargonium ausgesprochen negativ geotropisch sind, so lässt sich diese Thatsache natürlich nur so erklären, dass bei den ausserhalb des Klinostaten befindlichen Exemplaren der negative Geotropismus der vom Licht bedingten Blattstielkrümmung entgegenwirkte. Unter gleichzeitiger Einwirkung der Schwerkraft ist darum zur Annahme einer Lichtstellung, wenn das Licht seitwärts einfällt,

eine längere Zeit nothwendig als auf dem Klinostaten, durch welchen der Geotropismus aufgehoben wird. Für die Lichtbewegungen der Pelargonien-Blätter ergeben sich aus den angeführten Thatsachen zwei Folgerungen, erstens: Das Licht allein beherrscht nicht nur die Bewegungen zur Lichtlage, sondern bewirkt auch das Stillstehen der Blätter in dieser. Der Geotropismus vermag wohl die zur Lichtlage nothwendigen Bewegungen etwas zu beeinflussen, ist aber ausser Stande das schliessliche Resultat der Lichtwirkung, nämlich die rechtwinklige Stellung der Blattflächen zum Lichteinfall, irgendwie zu modificiren; zweitens: Soweit Pelargonium in Frage kommt, werden von dem Licht die geotropischen Eigenschaften der Blätter nicht beeinflusst.

Wie bereits früher betont wurde, muss nach den Untersuchungen Stahl's die Möglichkeit einer Beeinflussung des Geotropismus von Seiten des Lichtes auch bei allen Blattbewegungen in's Auge gefasst werden; es ist ja denkbar, dass unter der einseitigen Wirkung des Lichtes die geotropische Empfindlichkeit entweder gänzlich verloren geht, oder in anderer Weise zum Ausdruck gelangt. Dass aber bei Pelargonium weder das Eine noch das Andere der Fall ist, folgt eben aus der Thatsache, dass die Blätter zur Annahme einer Lichtlage ausserhalb des Klinostaten längere Zeit gebrauchen, als auf demselben; der negative Geotropismus tritt also nicht ausser Wirkung.

Mit dem eben erörterten Verhalten der Pelargonien-Blätter gegenüber dem Licht stimmen jedenfalls eine Anzahl anderer Pflanzen überein, so z. B. nach meinen Untersuchungen Tropaeolum majus. Nun sind aber leider die für Pelargonium gewonnenen Resultate ungeeignet, uns über das Zustandekommen der fixen Lichtlage allgemein gültige Regeln an die Hand zu geben; denn, wie wir sahen, vermögen die Pelargonien-Blätter, deren Stiele keinen ausgesprochenen dorsiventralen Bau besitzen, und die ausserdem in ihrem oberen Theile nicht epinastisch sind, die Lichtlage stets durch einfache Blattstielkrümmungen zu erreichen.

Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse bei Pflanzen mit ausgesprochen dorsiventralem Blattstiel, der ausserdem in der oberen Region stark epinastisch ist. Bei bestimmten Stellungen der Pflanze dem Licht gegenüber ist hier eine Lichtlage nur durch grössere oder

geringere Blattstieldrehungen zu erreichen. — Trotz zahlreicher Klinostatenversuche ist es bei derartigen Pflanzen nicht leicht, über die Bedeutung der verschiedenen Kräfte hinsichtlich bestimmter Blattbewegungen in's Klare zu kommen; in der Regel haben die bei einseitigem Lichtzutritt auf dem Klinostaten eintretenden Blattbewegungen etwas Verschwommenes, so dass es nicht selten schwer wird zu entscheiden, ob die fixe Lichtlage erreicht ist oder nicht; man sieht nur deutlich, dass die Pflanzen nicht unter normalen Verhältnissen wachsen.

Meine Versuche wurden hauptsächlich mit verschiedenen Arten von Fuchsia und Dahlia ausgeführt. Von den Klinostatenversuchen mögen zunächst diejenigen kurz besprochen werden, in welchen das Licht parallel zur Insertionsebene der zu untersuchenden Blätter einfiel, während die Pflanze in einer zum Fenster parallelen Kreisfläche rotirte. Da bei dieser Stellung der Blätter Licht und Epinastie in derselben Ebene zur Wirkung gelangen, sind irgend welche Bedingungen zum Eintreten von Torsionen nicht gegeben, die auch thatsächlich unter den angegebenen Bedingungen auf dem Klinostaten nicht zur Beobachtung gelangen. Natürlich ist die Art des Zusammenwirkens von Licht und Epinastie ganz verschieden, je nachdem ein Blatt mit Bezug auf den Lichteinfall an der Vorder- oder Hinterseite des Sprosses steht. Um die Blattfläche senkrecht zum horizontal einfallenden Licht zu stellen, muss von zwei opponirten Blättern das vordere eine Abwärtskrümmung ausführen, während für das hintere Blatt eine entsprechende Aufwärtskrümmung nothwendig wird. Licht und Epinastie wirken daher bei dem vorderen Blatte gleichsinnig, während diese Kräfte bei dem hinteren Blatte in Antagonismus stehen. Trotz dieses ganz verschiedenen Zusammenwirkens von Licht und Epinastie erreichen jedoch beide Blätter, sowohl das hintere wie das vordere, die Lichtlage. So lange diese also durch blosse Krümmungen des Blattstieles zu erreichen ist, tritt sie auch auf dem Klinostaten ein, mag dabei die Lichtwirkung von der Epinastie begünstigt werden oder nicht. In all' diesen Fällen sind wir also berechtigt, die fixe Lichtlage der Blätter als eine specielle Wirkung des Lichtes aufzufassen. Das Licht ist es, welches die Blätter in eine bestimmte Lage zum Licht bringt und sie in dieser festhält.

Indessen macht sich doch schon unter diesen einfachen Bedingungen auf dem Klinostaten ein Einfluss der Epinastie bemerkbar. Wenn auch die Lichtlage erreicht wird, so besitzt sie doch gewissermaassen einen anderen Charakter als bei denjenigen Pflanzen, die gleichzeitig unter der Einwirkung der Schwerkraft stehen. Dies gilt vor Allem von den Dahlia-Blättern, die in so ausgesprochenem Maasse epinastisch sind. Lässt man diese in der angegebenen Weise vor dem Fenster rotiren, so treten gleich beim Beginn des Versuches ausgesprochen epinastische Abwärtskrümmungen ein, weil der negative Geotropismus diesen nicht entgegenwirkt. Das vordere Blatt geht in Folge der epinastischen Krümmung nicht selten über die fixe Lichtlage hinaus; und wenn dasselbe durch das Licht auch wiederum gehoben wird, so ist das letztere doch selten im Stande, die epinastische Krümmung des oberen Stieltheiles und der Blattfläche vollständig auszugleichen. Da also das Blatt auch in der Lichtlage eine Krümmung behält, so wird dasselbe nur an einer Region vom Licht unter rechtem Winkel getroffen, während die übrigen Partien der Spreite unter anderem Winkel gegen das einfallende Licht orientirt sind. An Exemplaren, die auch unter der Einwirkung der Schwerkraft stehen, treten derartige Stellungen des Blattes dem Licht gegenüber nicht ein, und insofern ist man berechtigt, dem Geotropismus schon unter den hier in Frage kommenden Bedingungen einen bestimmten Einfluss wenigstens auf die äussere Form des Blattes in der Lichtlage zuzuschreiben.

In ganz hervorragendem Maasse tritt dagegen die Bedeutung des Geotropismus für die Blattbewegungen zu Tage, wenn man den Versuchsexemplaren von Dahlia und Fuchsia auf dem Klinostaten eine andere Stellung zum einfallenden Licht giebt, so, dass das letztere senkrecht zur Insertionsebene der Blätter einfällt. Bei dieser Versuchsanstellung gelangen Licht und Epinastie nicht mehr in derselben Ebene, sondern unter bestimmtem Winkel zu einander zur Wirkung; und die Lichtlage ist nur zu erreichen, wenn die Blattstiele Drehungen von annähernd 90^0 ausführen. Die Blattbewegungen, die unter den angegebenen Bedingungen auf dem Klinostaten eintreten, sind nun ganz verschieden, je nachdem man mit Fuchsia oder Dahlia operirt. Die Blätter der letzteren Pflanze sind entweder überhaupt nicht im Stande, bei der angegebenen Stellung auf

dem Klinostaten eine Lichtlage anzunehmen, oder sie erreichen diese doch nur in ganz unvollkommener Weise. Wie bereits wiederholt hervorgehoben wurde, beschreiben die Blätter von Dahlia bei Ausschluss des Geotropismus auf dem Klinostaten gleich im Beginn des Versuches intensive Abwärtskrümmungen, bei vorliegender Versuchsanstellung in einer zur Fensterfläche parallelen Ebene; und das senkrecht zu dieser epinastischen Krümmungsebene einfallende Licht ist unvermögend, das Blatt aus seiner, durch die Epinastie erhaltenen Lage herauszubringen. Zuweilen scheint zwar das Blatt in Folge der Lichtwirkung etwas aus der fraglichen Ebene herauszurücken; es machen sich dann und wann unregelmässige Bewegungen des Blattes bemerkbar, allein die zum Erlangen der Lichtlage nothwendige Blattstieldrehung von 90° wird nicht ausgeführt. Jedenfalls ist das Verhalten derjenigen Exemplare, die unter sonst gleichen Bedingungen auch unter der Einwirkung der Schwerkraft stehen, ein ganz anderes; da hier die erforderlichen Blattstieldrehungen eintreten, so wird auch die fixe Lichtlage in allen Fällen erreicht.

Wie aus diesen und anderen, nachher noch zu besprechenden Versuchen ganz deutlich hervorgeht, ist der Geotropismus an dem Zustandekommen bestimmter Blattbewegungen bei verschiedenen Pflanzen in ganz hervorragender Weise betheiligt. Torsionen der Blattstiele sind bei Dahlia nur möglich unter gleichzeitiger Mitwirkung des Geotropismus; und darum kann bei Ausschluss des letzteren auf dem Klinostaten die fixe Lichtlage nicht erreicht werden, wenn dazu Blattstieldrehungen nothwendig sind.

Angesichts dieser an Dahlia gemachten Erfahrungen ist das ganz verschiedene Verhalten von Fuchsia unter denselben Bedingungen von hervorragendem Interesse. Lässt man junge Fuchsia-Pflanzen in der für Dahlia näher angegebenen Weise, also bei annähernd rechtwinkligem Einfall des Lichtes zur Insertionsebene der zu untersuchenden Blätter vor dem Fenster rotiren, dann wird die fixe Lichtlage ziemlich vollkommen erreicht, indem von den Blattstielen die hierzu erforderliche Torsion von 90° ausgeführt wird. Die Behauptung Schmidt's, wonach auf dem Klinostaten wohl Krümmungen, niemals aber Torsionen auftreten sollen, besitzt demnach keine allgemeine Gültigkeit.

Sind nun die bei Fuchsia auf dem Klinostaten eintretenden

Blattstieldrehungen als rein heliotropische, d. h. als nur vom Licht bedingte aufzufassen? Ich glaube nicht; die fraglichen Erscheinungen zwingen uns vorläufig nicht, dem einseitig angreifenden Licht eine andere als krümmende Wirkung zuzuschreiben. Die Blattstieldrehungen, die an Fuchsia auf dem Klinostaten zur Beobachtung gelangen, sind offenbar dadurch bedingt, dass sich mit der Wirkung des Lichtes noch eine zweite Kraft, die Epinastie, in einer anderen Ebene combinirt; erst durch diese Combination der fraglichen Kräfte werden die Blattstieldrehungen möglich. Wie wir bereits wissen, sind die Blattstiele von Fuchsia in der Region, in welcher die Lichtbewegungen zur Ausführung gelangen, auch epinastisch. Dass die hier gegebene Erklärung der Torsionen die richtige ist, folgt auch aus anderen, sogleich zu besprechenden Versuchen.

Es fragt sich nun, wie die Verschiedenheiten in dem Verhalten von Dahlia und Fuchsia unter denselben Bedingungen zu erklären sind; denn wie wir sahen, treten bei Dahlia keine deutlichen Blattstieldrehungen ein, obgleich Epinastie und Licht hier genau so wie bei Fuchsia zur Wirkung gelangen. Meiner Meinung nach hängt dies ungleiche Verhalten von Dahlia und Fuchsia mit einer Verschiedenheit in der Intensität der Epinastie beider Pflanzen zusammen. Die bedeutende epinastische Krümmung, die bei Dahlia-Blättern bekanntlich auf dem Klinostaten eintritt, bestimmt fast ausschliesslich den Charakter der Blattbewegungen, an dem die viel schwächere und erst später zur Geltung kommende Wirkung des Lichtes wenig zu ändern vermag, von unregelmässigen Verschiebungen der epinastischen Krümmungsebene abgesehen. Dagegen ist die epinastische Krümmung bei Fuchsia eine weniger ausgesprochene und gebraucht ausserdem zu ihrer Ausbildung eine längere Zeit als bei Dahlia. Es besteht also bei Fuchsia zwischen der Wirkung des Lichtes und der Epinastie nicht nur eine grössere Uebereinstimmung in quantitativer Hinsicht als bei Dahlia, sondern beide Kräfte gelangen auch gleichzeitig in sichtbarer Weise zur Wirkung, Factoren, die offenbar das Eintreten der Blattstieldrehungen bedingen. Im Uebrigen versteht es sich von selbst, dass mit den vorstehenden Bemerkungen keine erschöpfende mechanische Erklärung der Torsionen gegeben werden soll; ich wollte hier vielmehr an der Hand bestimmter Versuche nur auf die Momente hinweisen, die für

das Zustandekommen von Blattstieldrehungen in den concreten Fällen von maassgebender Bedeutung sind.

Zur Beurtheilung der Rolle, die dem Geotropismus beim Zustandekommen bestimmter Blattbewegungen zugeschrieben werden muss, halte ich noch besonders folgende Versuche für sehr instructiv. Junge, sehr wüchsige Exemplare von Dahlia und Fuchsia wurden mit ihrem Scheitel nach rückwärts so auf dem Klinostaten befestigt, dass das Licht parallel zum Hauptspross einfiel, wobei natürlich die Blätter an der Rückseite resp. morphologischen Unterseite beleuchtet wurden. Bei dieser Versuchsanstellung gelangen Epinastie und Licht in derselben Ebene zur Wirkung und zwar so, dass sie sich addiren. — Wurden die Versuche in der angegebenen Weise ausgeführt, dann stellten sich stets während der Rotation intensive Zurückkrümmungen des Blattes ein, soweit, dass die Blattspreite mit ihrer Spitze rückwärts mit der Sprossaxe in Berührung trat, wobei die Blattspreite mitsammt dem oberen Theil des Blattstieles einen Bogen von 180° bildete, dessen Convexität zum Theil dem Lichte zugekehrt war. Eine mehrfache Wiederholung der Versuche lieferte kein anderes Resultat; die fixe Lichtlage wurde stets in etwas unvollkommener Weise durch die intensive Krümmung der Spreite und des oberen Stieltheiles erreicht, Torsionen gelangten niemals zur Beobachtung.

Ganz anders gestalten sich dagegen die Blattbewegungen zum Erreichen der Lichtlage, wenn man unter sonst gleichen Bedingungen junge Pflanzen von Dahlia und Fuchsia auch der Schwerkraft aussetzt. Es wurden nämlich während der Klinostatenversuche möglichst gleichaltrige Exemplare mit der Spitze nach rückwärts in horizontaler Lage im Dunkelkasten vor dem Fenster hingelegt, so dass die Insertionsebene der zu untersuchenden Blätter parallel zur Tischfläche gerichtet war, während die Spreiten senkrecht zu derselben standen. Kommt das Licht nicht genau aus horizontaler Richtung, sondern etwas schräg von oben, so kann man natürlich der Pflanze eine solche Neigung geben, dass das Licht genau parallel zur Sprossaxe einfällt. Bei einer derartigen Orientirung zum Licht gelangen auf dem Klinostaten jene intensiven Blattkrümmungen zur Beobachtung, die wir soeben näher kennen lernten. Unter der gleichzeitigen Einwirkung der Schwerkraft wird dagegen die fixe Lichtlage niemals durch Krümmungen,

sondern stets durch Blattstieltorsionen von 180° erreicht.

Wie also auch aus diesen Versuchen hervorgeht, sind unter bestimmten Bedingungen Blattstieldrehungen nur bei gleichzeitiger Mitwirkung des Geotropismus möglich, wobei die Wirkungsebene des letzteren eine andere sein muss als diejenige des Lichtes. Eine gleiche oder ähnliche Bedeutung des Geotropismus ergiebt sich noch aus anderen Versuchen, auf deren Mittheilung ich einstweilen um so eher verzichten kann, als wir hier ja in eine eingehende mechanische Erörterung der Torsionsverhältnisse nicht einzutreten gedenken; zur Charakterisirung des rein Thatsächlichen halte ich vorläufig die angeführten Versuche für hinreichend. Es sei mir zum Schluss nur noch gestattet, einige der wichtigsten Thatsachen aus diesem und dem vorausgehenden Kapitel hier übersichtlich zusammenzustellen:

1. Aus rein inneren Ursachen (bei Ausschluss äusserer Richtkräfte, des Lichtes und der Schwerkraft) treten wohl ausgesprochene Krümmungen, niemals aber Axendrehungen der Blätter ein.

2. Heliotropische Blattstieltorsionen, d. h. Drehungen, die ausschliesslich auf einer Wirkung des Lichtes beruhen, giebt es nach den vorausgehenden Untersuchungen nicht; das einseitig einfallende Licht kann vielmehr nur krümmend in einer Ebene wirken.

3. Blattstieltorsionen sind nur möglich unter dem Zusammenwirken zweier oder mehrerer Kräfte in verschiedenen Ebenen; wirken die Kräfte (gleichgültig, wie gross ihre Zahl ist) in derselben Ebene, so entstehen nur Krümmungen.

4. Eine Lichtlage der Blätter stellt sich auch auf dem Klinostaten in all' den Fällen ein, in welchen dazu blosse Krümmungen des Blattes hinreichen.

5. Blattstieltorsionen sind ebenfalls auf dem Klinostaten möglich, wenn sich mit der Wirkung des Lichtes die Epinastie in bestimmter Weise, wie dies für Fuchsia näher erörtert wurde, combinirt. Wo dies nicht der Fall ist, kann eine fixe Lichtlage mit Hülfe von Drehungen nicht erreicht werden (Dahlia). Von einem Zusammenwirken zwischen Licht und Epinastie kann nur dort die Rede sein, wo die Angriffspunkte beider Kräfte in derselben Blattstielregion liegen.

6. Bei einer bestimmten Orientirung der Blätter zum Licht (siehe die letzteren Versuche mit Dahlia und Fuchsia) sind Blattstieldrehungen nur möglich unter Mitwirkung des Geotropismus, natürlich in einer anderen Ebene als derjenigen des Lichtes.

7. Wie aus Versuchen an Pelargonien-Blättern folgt, findet eine Beeinflussung der geotropischen Eigenschaften von Seiten des Lichtes nicht statt.

Eine flüchtige Betrachtung vorstehender Sätze mag vielleicht den Eindruck erwecken, als ob dieselben zum Theil mit unseren früheren theoretischen Auseinandersetzungen über die fixe Lichtlage im Widerspruch ständen. Denn dort wurde an einigen willkürlich gewählten Beispielen zu zeigen versucht, dass die Lichtstellung der Blätter als eine ausschliessliche Wirkung des Lichtes aufzufassen sei, während nach den experimentellen Versuchen wenigstens einige Blattbewegungen nur eintreten, wenn ausser dem Licht noch andere Kräfte unter bestimmten Bedingungen mitwirken. Dieser Widerspruch ist jedoch nur ein scheinbarer. In den theoretischen Auseinandersetzungen sollte nur an der Hand möglichst einfacher Fälle gezeigt werden, dass die Lichtstellung keine Gleichgewichtslage zwischen bekannten Richtkräften repräsentirt. Man muss nämlich, was in den bisherigen Arbeiten nicht genügend geschehen ist, zwischen der eigentlichen Lichtlage, d. h. dem Stillstehen der Bewegung bei einer bestimmten Orientirung des Blattes gegen das Licht und den hierzu erforderlichen Bewegungen streng unterscheiden. Diese Bewegungen stehen nur dann unter der völligen Herrschaft des Lichtes, wenn sie sich in einer Ebene abspielen. Sobald die Nothwendigkeit von Torsionen eintritt, ist das Licht, weil es nur in einer Ebene wirkt, ausser Stande, die Blattbewegungen allein zu dirigiren; es hat dazu vielmehr die Hülfe anderer Kräfte, der Epinastie und des Geotropismus nöthig. Wenn wir nun auch die letzteren Bewegungen auf Grund eines bestimmten Zusammenwirkens genannter Kräfte in mechanischer Hinsicht ganz befriedigend erklärt hätten, so würde doch noch die eigentliche Lichtstellung, das Aufhören der Bewegung in einem bestimmten Moment, als eine besondere Erscheinung übrig bleiben. Da es einstweilen mechanisch nicht zu erklären ist, warum die drehenden Kräfte gerade bei einer bestimmten Stellung der Blätter

zu wirken aufhören, so bleibt nur übrig, die eigentliche Lichtlage als besondere Wirkung des Lichtes anzusehen[1]).

---

4. In welcher Weise ist die Blattfläche an dem Zustandekommen der Blattstielbewegungen betheiligt?

Wie aus den vorausgehenden Untersuchungen in Uebereinstimmung mit den Angaben von Dutrochet[2]) hervorgeht, werden die Bewegungen zur Lichtlage fast ausschliesslich von dem Blattstiel resp. von einer bestimmten Zone desselben ausgeführt, während die Spreite diesen Bewegungen äusserlich passiv folgt, wie eine am Stiel künstlich befestigte Papierfläche. Der Blattstiel ist in dieser Hinsicht dem menschlichen Arm resp. Handgelenk zu vergleichen, durch dessen Krümmungen und Drehungen die Handfläche in eine bestimmte Lage gebracht wird. Da es nun nicht der Stiel, sondern die Spreite ist, auf deren Lage zum Licht es ankommt, so muss sich sofort die Frage aufdrängen, ob die Lamina in Wirklichkeit rein passiv in die Lichtlage übergeführt wird, oder ob dieselbe insofern eine active Rolle spielt, als sie die Bewegungen erst möglich macht, indem sie einen vom Licht empfangenen Reiz an den Stiel übermittelt. Es würden in diesem Falle zwischen Lamina und Blattstiel

---

1) In der soeben erschienenen Mittheilung Vöchting's (Bot. Ztg. 1888) wird auf eine Publikation F. Darwin's aus dem Jahre 1880 hingewiesen (F. Darwin, On the power possessed by Leaves of placing themselves at right angles to the direction of incident Light. Extr. f. the Linnean Society's Journal Botany. vol. XVIII [Dec. 1880]), die in Deutschland bisher keine Berücksichtigung gefunden hat. Ich konnte diese mir ebenfalls unbekannte Veröffentlichung leider nicht mehr zu Gesicht bekommen. Nach dem Vöchting'schen Referat ist F. Darwin ebenfalls der Ansicht, dass die fixe Lichtlage das Ergebniss einer besonderen Lichtempfindlichkeit der Blätter sei. F. Darwin scheint aber ebenso wenig wie seine Vorgänger zwischen dem Stillstehen der Blätter in einer bestimmten Lage und den hierzu erforderlichen Bewegungen streng unterschieden zu haben. — Seite 500 seiner Arbeit hebt Vöchting hervor, dass er mit seinen Klinostatenversuchen zu demselben Resultat wie F. Darwin gekommen sei. Daraus ist wohl zu entnehmen, dass sich auch F. Darwin die wichtige Frage nach dem Zustandekommen der Blattstieltorsionen nicht gestellt hat. Uebrigens werde ich im zweiten Theil meiner Untersuchungen Gelegenheit finden, wenn nöthig, auf die Arbeit F. Darwin's zurückzukommen.

2) M. Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des Végétaux et des Animaux. Paris 1837, II, p. 102 ff.

ähnliche Beziehungen bestehen, wie sie nach den Untersuchungen Darwin's zwischen den geotropischen Wurzelkrümmungen und der Wurzelspitze vorhanden sind. Solche Wechselbeziehungen kennen wir ausserdem noch in verschiedenen anderen Fällen; ich will hier nur an die Bewegungen der Blüthenstiele erinnern, die nach den Untersuchungen Vöchting's unter einem bestimmten Einfluss der Blüthe, speciell des Fruchtknotens stehen.

Die soeben veröffentlichte Untersuchung Vöchting's über die fixe Lichtlage ist die erste, die sich auch mit dem vorliegenden Gegenstand eingehender beschäftigt. Hier haben auch gelegentliche Bemerkungen anderer Autoren, die man auf unsere Frage beziehen kann, ausführliche Berücksichtigung gefunden. — Bevor ich auf die Untersuchungen Vöchting's etwas näher eingehe, halte ich es für angebracht ausdrücklich hervorzuheben, dass unsere Frage nur für diejenigen Pflanzen einen Sinn hat, deren Blätter eine deutliche Gliederung in Stiel und Spreite erkennen lassen; sie wird darum gegenstandslos bei allen sitzenden Blättern, bei den Laubmoosen (Marchantia), ferner bei allen Laubflechten u. s. w.; denn hier werden die Bewegungen zur Lichtlage von der gewissermaassen allein vorhandenen Blattfläche ausgeführt, also von demselben Organ, dessen Stellung zum Licht in Frage kommt. Wo dagegen ein von der Lamina scharf abgegrenzter Stiel zur Ausbildung gelangt, da sollen dessen Bewegungen zur Lichtlage nach der Ansicht Vöchting's ganz allein von der Spreite aus bestimmt werden. Hiernach spielt beim Zustandekommen der Lichtlage eigentlich nur die Spreite eine active Rolle, während der Stiel nur dazu da ist, die von der Blattfläche erhaltenen Befehle auszuführen. Zwar ist der Stiel, wie dies deutlich aus den Untersuchungen Vöchting's hervorgeht, dem Licht gegenüber nicht unempfindlich, allein diese Empfindlichkeit steht wiederum gänzlich unter dem Einfluss der Blattfläche, denn der positive Heliotropismus des Stieles kann völlig schwinden, sogar in den negativen übergehen, wenn dies von der Lichtstellung der Blattfläche verlangt wird. Mit Rücksicht darauf, dass meine allerdings an anderen Pflanzen ausgeführten Versuche das entgegengesetzte Resultat ergeben haben, sei es mir gestattet den Hauptversuch Vöchting's (l. c. p. 524) hier wörtlich anzuführen:

„An einer jungen, kräftigen Pflanze wurde der Stiel eines der

beweglichen Blätter mit Fäden bis zum Gelenk an einem dünnen Stabe befestigt, so zwar, dass der von Stiel und Axe gebildete Winkel keine Aenderung erfuhr. Nun wurde das Object an einem Südfenster so aufgestellt, dass das fragliche Blatt der Zimmerseite zugewandt und in dieser Stellung der directen Beleuchtung durch die Sonne ausgesetzt war. Als die Lamina durch Gelenkbewegung die Lichtstellung angenommen hatte, wurde der Topf um 180° gedreht, nachdem zuvor das Gelenk auf der nunmehrigen Aussenseite beschattet war. Dies geschah dadurch, dass ein kleines Stück schwarzen Papieres, welches in der Mitte gefaltet war, mit der einen Hälfte in geringer Entfernung vom Gelenk unter der Blattfläche festgeklebt, und mit der anderen in eine solche Lage gebracht wurde, dass die Unterseite des Gelenkes und der entsprechende obere Stieltheil in seinen Schatten fielen. In der neuen Stellung traf das Licht die Blattfläche unter spitzem Winkel; sollte das letztere nun in die Lichtlage gelangen, so musste die Oberseite des Gelenkes sich verlängern, trotzdem sie die stärker beleuchtete war. Um den Unterschied in der Beleuchtung der beiden Seiten noch zu erhöhen, wurde hinter der Pflanze in geneigter Stellung ein grosser Spiegel angebracht, welcher auf die Oberseite des Gelenkes so viel Licht warf, dass sich ein scharf gezeichneter Schatten desselben auf dem schwarzen Papier abhob. Bei dieser Anordnung war der oben geforderte Antagonismus zwischen Blattfläche und Gelenk herbeigeführt."

Wie aus der vorstehend geschilderten Versuchsanstellung ganz deutlich hervorgeht, hätte nach den Beleuchtungsverhältnissen, denen der Stiel resp. das Gelenkpolster unterworfen war, eine ganz andere Blattbewegung eintreten müssen, als sie in Wirklichkeit zu beobachten war. Der fixen Lichtlage der Blattfläche zu Liebe zeigte der Blattstiel an der beleuchteten Seite ein stärkeres Wachsthum als an der beschatteten, ein Verhalten, welches deutlich beweist, dass bei Malva die Stielbewegungen von der Spreite so regulirt werden, dass für sie die fixe Lichtlage heraus kommt. Selbstverständlich wird diese auch dann erreicht, wenn der Blattstiel durch künstliche Verdunkelung der Einwirkung des Lichtes gänzlich entzogen ist. Es werden dann von Vöchting zum Beweise seiner Ansicht noch andere Versuche angeführt, die indessen nicht ganz einwurfsfrei sind.

Allein eine eingehende Kritik der Versuche Vöchting's halte ich schon aus dem Grunde nicht für angebracht, weil es keinem Zweifel unterliegt, dass der vorliegende Gegenstand weder durch die Untersuchungen Vöchting's noch durch meine nachher zu besprechenden Experimente eine endgültige Erledigung gefunden hat. Nur auf den Umstand möchte ich kurz hinweisen, dass Vöchting einen zur Begründung seiner Ansicht unbedingt nothwendigen Versuch nicht angestellt hat. Ist es nämlich die Blattfläche, von der aus die Blattstielbewegungen behufs Erlangung der Lichtlage regulirt werden, so darf die letztere in all' den Fällen nicht erreicht werden, in welchen die Blattfläche der Einwirkung des Lichtes entzogen ist. Ergiebt sich unter diesen Umständen dennoch eine bestimmte Lichtstellung, so folgt daraus, dass der Stiel ganz allein, ohne Beeinflussung von Seiten der Blattfläche, im Stande ist, die zweckmässigen Bewegungen auszuführen. Wie gesagt, sind diese Versuche von Vöchting nicht angestellt worden.

Meine Untersuchungen beschränken sich fast ausschliesslich auf Phaseolus-Blätter. Schon im vorausgehenden Kapitel wurde die Thatsache näher besprochen, dass bei Phaseolus die Bewegungen zur Lichtlage fast allein von dem oberen Blattstielpolster besorgt werden, während der übrige Theil des Blattstiels mit dem unteren Polster bei nicht zu jungen Blättern an diesen Bewegungen unbetheiligt ist. Man kann nämlich die Blattbewegungen zum Stillstand bringen, wenn man durch künstliche Eingriffe das obere Blattpolster der Einwirkung des Lichtes entzieht. Diese Erscheinung war für mich anfänglich um so frappanter, als ich an die diesbezüglichen Untersuchungen mit der Voraussetzung heranging, dass zwischen Spreite und den Bewegungen des Stieles Beziehungen bestehen müssten, wie sie Vöchting bei Malva wirklich gefunden zu haben glaubt. Allein eine mehrfache Wiederholung des Versuches konnte mich nicht mehr im Zweifel darüber lassen, dass die Phaseolus-Blätter in der That die fixe Lichtlage nicht zu erreichen vermögen, wenn der Stiel, vor Allem das obere Polster desselben, der Einwirkung des Lichtes entzogen wird. Bei Phaseolus kann es demnach nicht die Blattfläche sein, von der die Stielbewegungen inducirt werden, denn sonst müssten diese

auch ganz unabhängig von den Beleuchtungsverhältnissen des Stieles eintreten.

Betreffs der Verdunkelung der Blattstiele mag noch erwähnt sein, dass dieselbe in den Vorversuchen durch Bestreichen der Stiele mit schwarzer Tusche erzielt wurde. Da indessen diese Versuche nicht einwurfsfrei sind, wurden später die Stiele in schwarze Papierhüllen gebracht, jedoch so, dass sie dadurch an ihrer Beweglichkeit in keiner Weise gehindert waren. Vor allen Dingen ist dafür zu sorgen, dass das obere Polster in seiner ganzen Ausdehnung, besonders dort, wo es in die Blattspreite übergeht, der Einwirkung des Lichtes entzogen ist. Von den verschiedenen schwarzen Papiersorten, die es im Handel giebt, sind die mit einer Glanzfläche versehenen für vorliegende Untersuchungen ungeeignet, weil sie eine bedeutende Reflexion des Lichtes bedingen. Allen Anforderungen entspricht dagegen ein Papier, das unter dem Namen „Köperpapier" zu haben ist.

Gleichzeitig mit den vorstehend geschilderten Versuchen wurden andere angestellt, in welchen die Blattflächen dem Lichte entzogen waren, während die Stiele mit ihren Polstern frei blieben. Um die Blattfläche gänzlich zu verdunkeln, wurden auf derselben ihrer Form entsprechend zugeschnittene Papierflächen mit sehr dünnem, leicht biegsamen Draht befestigt, oder an einigen Stellen mit Zwirn festgenäht. Auf diese Weise waren die Blattflächen fast vollständig dem Licht entzogen, wie schon die Thatsache beweist, dass sich in der Regel bereits nach zwei Tagen ganz deutliche Spuren von Etiolement zeigten, dem bald ein Abfall der vergilbten Spreite vom Stiel folgte. Unter den angegebenen Bedingungen ist die Lamina selbstverständlich ausser Stande, durch Uebermittelung eines Lichtreizes an den Stiel die Bewegungen des letzteren zu beeinflussen. Trotzdem aber wurde von den so behandelten Blättern die fixe Lichtlage fast ebenso schnell und in ebenso vollkommener Weise erreicht als von den Blättern mit freier Lamina, ein Ergebniss, welches durch eine Wiederholung der Versuche nur bestätigt werden konnte. Es werden also bei Phaseolus im Unterschiede von Malva die Bewegungen zur Lichtlage vom Blattstiele ohne Beeinflussung von Seiten der Spreite ausgeführt; diese folgt den Be-

wegungen des oberen Stielpolsters rein passiv, wie die menschliche Hand den Bewegungen des Handgelenkes.

Auf den ersten Blick mag dies an Phaseolus gewonnene Resultat noch auffallender erscheinen, als wenn es sich zwischen den Stielbewegungen und der Spreite um Beziehungen in dem Vöchting'schen Sinne handeln würde. Es sieht fast so aus, als ob dem oberen Blattstielpolster bei Phaseolus so eine Art von Bewusstsein zukomme, welches dasselbe zu beurtheilen befähigt, in welcher Stellung sich die Spreite dem Licht gegenüber befindet. Denn wie wäre das Gelenkpolster sonst im Stande, gerade dann seine Bewegungen zu sistiren, wenn die Spreite rechtwinklich zum einfallenden Licht steht?

Ich glaube jedoch nicht, dass man zur Erklärung unserer Beobachtungen so wunderbare Eigenschaften des oberen Stielpolsters anzunehmen gezwungen ist. Die Erscheinungen nehmen einen viel einfacheren Charakter an, wenn man bedenkt, dass die fraglichen Gelenkpolster von Phaseolus dorsiventral gebaut sind. In Folge dieser ihrer Organisation und ihrer eigenen Lichtempfindlichkeit suchen die Polster selber eine bestimmte Lage zum Licht anzunehmen. Das Gelenkpolster hat selber, um mich so auszudrücken, das Bestreben, sich durch Krümmungen und Drehungen möglichst rechtwinklig zum einfallenden Licht zu stellen; und die rein passiv diesen Bewegungen folgende Spreite befindet sich in der Lichtlage, wenn auch das Polster wenigstens in seinem oberen Theile diese angenommen hat.

Ich erinnere bei dieser Gelegenheit wiederum an die bereits mehrfach erörterte Thatsache, wonach die Bewegungen zur Lichtlage auch bei denjenigen Pflanzen, deren Stiele nicht durch besondere Polster ausgezeichnet sind, ausschliesslich in der oberen Blattstielregion erfolgen, besonders dort, wo der Stiel in die Lamina übergeht. Da diese Blattstielregion in der Regel dorsiventral gebaut und dem Licht gegenüber äusserst empfindlich ist, so sucht sie sich in derselben Weise, wie das obere Gelenkpolster von Phaseolus, rechtwinklig zum einfallenden Licht zu stellen, wobei die Blattspreite einfach mitgenommen wird. Leider war es mir bisher nicht möglich, die an Phaseolus gewonnenen Resultate durch Versuche an anderen Pflanzen einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. Die Experimente,

die nach dieser Richtung mit Fuchsia angestellt wurden, lieferten insofern dasselbe Ergebniss, als die Blattfläche auch dann durch die erforderlichen Stielbewegungen in die Lichtstellung übergeführt wurde, wenn sie durch Verdunkelung mit schwarzem Papier dem Licht entzogen war. — Weiteren Untersuchungen bleibt es vorbehalten zu entscheiden, ob in Bezug auf das Zustandekommen der Blattstielbewegungen bei den verschiedenen Pflanzen so weitgehende Verschiedenheiten vorhanden sind, wie nach meinen und den Untersuchungen Vöchting's einstweilen angenommen werden muss, oder ob sich die bestehenden Differenzen in anderer Weise beseitigen lassen. Mit Rücksicht hierauf habe ich auch, wie schon oben betont, von einer Kritik der Vöchting'schen Versuche Abstand genommen.

Nur möchte ich schon jetzt wenigstens auf den Umstand hinweisen, dass es einstweilen nicht recht vorstellbar ist, wie durch dieselbe Reizursache an ein und demselben Organ so verschiedenartige Bewegungen ausgelöst werden können, wie dies nach der Vorstellung von Vöchting der Fall sein müsste. Denn um die Lichtstellung der Spreite zu ermöglichen, muss derselbe Blattstiel, je nach der Stellung des Blattes zum Licht, bald nur Krümmungen, bald Drehungen ausführen. Zwar hat Vöchting über die Drehungen der Blattstiele keine Versuche angestellt, allein aus dem ganzen Inhalt seiner Arbeit geht deutlich hervor, dass auch die Torsionen von der Einwirkung der Spreite abhängen sollen. Ueberall, wo bis jetzt an wachsenden Pflanzenorganen Bewegungen in Folge einer Reizübertragung bekannt geworden sind, handelt es sich nur um Krümmungen, also um Differenzen im Längenwachsthum verschiedener Seiten eines Organs; Torsionen kennt man in solchen Fällen bis jetzt nicht. Entständen in Wirklichkeit die Blattstieldrehungen auf dem von Vöchting vermutheten Wege, so wäre damit das Problem der fixen Lichtlage einstweilen einer mechanischen Behandlungsweise gänzlich entzogen.

Indessen glaube ich auf Grund meiner Untersuchungen schon jetzt die Behauptung aufstellen zu können, dass das Eintreten von Blattstieldrehungen nicht erst in Folge einer bestimmten Einwirkung der Spreite auf den Stiel möglich gemacht wird. Denn entständen die Torsionen in dieser Weise, dann müssten sie unter allen Um-

ständen auch auf dem Klinostaten eintreten, durch den weder die Stellung der Blätter zum Licht geändert noch die Wirkung der letzteren in irgend einer Weise beeinflusst wird. Wie aber aus unseren Versuchen hervorgeht, sind Blattstieldrehungen auf dem Klinostaten nicht immer möglich, und daraus folgt mit aller Bestimmtheit, dass zum Hervorbringen von Torsionen ausser dem Licht zum mindesten noch die Mitwirkung einer anderen Kraft erforderlich ist. Diese Kraft muss direct mit dem Licht in derjenigen Blattregion angreifen, in der die Bewegungen zur Lichtlage erfolgen.

Weitere Untersuchungen über den Stoff- und Kraft-Umsatz im Athmungsprocess der Pflanze.

Von

Dr. H. Rodewald.

---

1. Abschnitt.

Abänderungen in den Methoden und neue Versuche.

Seit einer Reihe von Jahren habe ich mich damit beschäftigt, die Beziehungen zwischen Stoff- und Kraft-Umsatz im Athmungsprocess der Pflanze experimentell darzulegen. Ueber die angewandten Methoden und die gewonnenen Resultate habe ich in zwei grösseren Abhandlungen Bericht erstattet. Die Untersuchungen bezwecken eine möglichst genaue Bestimmung des von einem athmenden Object aufgenommenen Sauerstoffs, der abgegebenen Kohlensäure und Wärme. Insbesondere ist die Bestimmung der letzteren neben den beiden ersten mit Schwierigkeiten verknüpft und fordert Voraussetzungen, von deren Richtigkeit die Zuverlässigkeit der Resultate mehr oder weniger abhängt. Meine letzten veröffentlichten Untersuchungen[1]) hatten in Bezug auf die Wärmemessungen zur Voraussetzung:

1. Die Gültigkeit des sogenannten Newton'schen Erkaltungsgesetzes für physiologische Objecte innerhalb der vorkommenden sehr kleinen Temperaturintervalle.

---

1) Untersuchungen über den Stoff- und Kraft-Umsatz im Athmungsprocess der Pflanze, Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. XIX, p. 221.

2. Die untersuchten Objecte (Kohlrabi) besitzen in Bezug auf die für die Wärmeentwickelung in Frage kommenden Factoren unter den gegebenen Bedingungen keine ausgesprochene Periodicität.

3. Um aus einem ca. 40 bis 80 g schweren Kohlrabistengel eine genaue Mitteltemperatur zu bekommen, genügt die Anwendung eines Thermoelements von 12 Paar Löthstellen, wenn die eine Hälfte der Löthstellen regelmässig im Object vertheilt wird.

Während ich die erste Voraussetzung, auf welcher die ganze Methode basirt, schon in meiner ersten Abhandlung[1]) mit allen Nebenfragen genügend gestützt habe, hatten die beiden anderen Voraussetzungen eine experimentelle Begründung bislang nicht erfahren. Es konnte dies gewagt erscheinen, und ich habe mich deshalb entschlossen, jenen beiden letzten Voraussetzungen die ihnen gebührende experimentelle Grundlage zu verschaffen.

Um die fragliche Periodicität unschädlich zu machen, habe ich die Wärmemessungen während der ganzen Zeit der Kohlensäure- und Sauerstoffmessungen hindurch fortgesetzt. Dieses Verfahren ist jedenfalls sehr sicher, stellt aber eine bedeutende Anforderung an die Ausdauer des Experimentators, da derselbe, wenn ihm Vertretung nicht zur Verfügung steht, während 24 bis 28 Stunden des Schlafes entbehren muss.

Ich habe die in den nachfolgenden drei Versuchsreihen vorkommenden Beobachtungen alle selbst gemacht, da mir ein Vertreter nicht zur Verfügung stand.

Die Temperaturdifferenz zwischen Object und Umgebung (τ) habe ich alle halbe Stunde gemessen, während ich bei meinen früheren Untersuchungen das Zeitintervall von $^1/_4$ Stunde innegehalten habe. Es genügt ein Blick auf die nachfolgenden Tabellen „Beobachtung des stationären Zustandes“, um dies Verfahren zu rechtfertigen, denn τ ändert sich so langsam, dass das Resultat nicht wesentlich anders werden würde, wenn auch von Viertel- zu Viertelstunde beobachtet worden wäre.

Um sicher eine genaue Mitteltemperatur aus den Objecten zu bekommen, habe ich die Zahl der Löthstellen des Thermoelements von 12 auf 36 Paar vermehrt.

---

1) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVIII, p. 263.

Eine Kohlrabiknolle von 60 g hat, als Kugel betrachtet, einen Durchmesser von 4,86 cm und eine Oberfläche von 75,8 Quadratcentimeter. Bei Anwendung von 36 Paar Löthstellen kommt also auf je 2,1 qcm Oberfläche eine Löthstelle. Die schwerste Knolle, welche ich untersucht habe, wog 97,6 g, bei ihr kam auf je 2,86 qccm Oberfläche eine Löthstelle. Ich bin überzeugt, dass die Menge der Löthstellen genügt, um so mehr, als sich, wie ich hier gleich erwähnen will, wesentliche Abweichungen von meinen früheren Bestimmungen nicht herausgestellt haben.

Natürlich wächst mit der Anzahl der Löthstellen der innere Widerstand, aber auch die electromotorische Kraft des Thermoelements. Um eine maximale Empfindlichkeit der Messungen zu erreichen, habe ich den Widerstand des Thermoelements gemessen und denjenigen in der Galvanometerleitung durch Vermehrung der Windungen ebenso gross gemacht. Auf diese Weise erreichte ich eine genügende Empfindlichkeit ohne Anwendung von astasirenden Magneten, da die Stromstärke bekanntlich ein Maximum ist, wenn der äussere dem inneren Widerstand gleich ist. Dabei ergiebt sich der wesentliche Vortheil, dass man von den Variationen des Erdmagnetismus so gut wie unabhängig wird, denn wenn eine Multiplication derselben durch die astasirenden Magnete nicht stattfindet, sind sie meistens so gering, dass man sie vernachlässigen kann.

Aber dieses Verfahren führt auch seine Nachtheile mit sich, denn wie ich früher ausgeführt habe, gebraucht man das Galvanometer von verschiedener Empfindlichkeit, je nachdem man τ oder c bestimmen will. Die unempfindliche Stellung, welche ich bei der alten Anordnung durch Verringerung der Astasie herstellte, konnte ich bei der neuen leicht erreichen, indem ich der Galvanometernadel einen Magneten in normaler Pollage näherte. Dabei ging aber die Proportionalität zwischen Galvanometerausschlag und Temperaturdifferenz der Löthstellen verloren. Gross ist freilich die Abweichung nicht. So gab z. B. das Galvanometer bei einer Temperaturdifferenz von 1,043° einen Ausschlag von 127 Scalentheilen (1 Scalenth. = 0,0821°), bei einer Temperaturdifferenz von 3,568° dagegen betrug der Ausschlag 444 Scalentheile (1 Scalenth. = 0,0803°). Die Empfindlichkeit der Vorrichtung nahm also mit grösser werdendem Ausschlag der Nadel etwas zu, in dem angegebenen Falle um 2,2 %.

Diese Zunahme verläuft indessen regelmässig, so dass sich die Intensitätscurve als eine gerade Linie betrachten lässt. Es genügt deshalb, eine grössere und eine kleinere Temperaturdifferenz der Löthstellen mit dem Galvanometer zu messen, die dazwischen liegenden Werthe erhält man leicht durch graphische Interpolation.

Für die nachfolgenden drei Versuchsreihen habe ich zur Umsetzung der Galvanometerausschläge in Temperaturmaass graphische Darstellungen benutzt, die ich der Grösse halber hier nicht wiedergebe.

Die Curve I für die erste Versuchsreihe ist gezeichnet nach zwei Beobachtungen:

	Temperaturdifferenz	Ausschlag
1)	1,006°	126 Scalenth.
2)	3,603°	461 -

Um die Geradlinigkeit der Curve nachzuweisen, will ich noch einige zwischen jenem Intervalle liegende Messungen neben den mit der Curve berechneten Daten geben:

	Temperaturdifferenz	Ausschlag gemessen	Ausschlag berechnet
1)	1,878	236	238
2)	1,913	241	242,5
3)	2,978	377	380
4)	2,868	362	365,8.

Der Fehler ist meist geringer als 1 %. Eine grössere Genauigkeit gestatten auch die einzelnen Messungen nicht, da es bei so grosser Temperaturdifferenz der Löthstellen nicht möglich ist, die Differenz genauer als bis auf 1 % constant zu erhalten. Die Richtung der Curve ist damit auch genau genug festgelegt.

Die Curven für die zweite und dritte Versuchsreihe waren nach folgenden Messungen gezeichnet:

Temperaturdifferenz	Ausschlag
II.	
1,083°	124
3,406°	400
III.	
1,043°	127
3,568°	444.

Auch für diese Curven mögen einige Messungen die Gradlinigkeit nachweisen:

	Temperatur-differenz	Ausschlag gemessen	Ausschlag berechnet
		II.	
1)	1,961	227	227
2)	2,033	235	236
		III.	
1)	1,637	200	201
2)	2,288	283	283
3)	2,358	292	292
4)	2,973	368	369
5)	3,083	382	383.

Zur Bestimmung von τ während des stationären Zustandes wurde das Galvanometer ohne Magneten verwandt. Die Constante wurde sorgfältig bestimmt und auch während der drei Versuchsreihen mit einem zweiten Thermoelement, welches dem ersten gleich war, controlirt.

Für die Gleichheit der beiden Elemente führe ich folgende Messungen an:

Thermoelement A.			Thermoelement B.		
Temperaturdifferenz der Löthstellen °C.	Ausschlag des Galvanometers	1 Scalentheil ist = Hunderttausendstel Grade C.	Temperaturdifferenz der Löthstellen °C.	Ausschlag des Galvanometers	1 Scalentheil ist = Hunderttausendstel Grade C.
0,130	40	325	1,053	324	325
0,248	76	326	1,100	338	325
0,288	90	320	1,125	347	324
0,308	94	328	1,133	351	323
0,380	115	330	1,115	345	323
0,410	126	325	1,094	338	324
0,500	152	329	1,125	350	321
0,613	188	326	1,140	349	327
0,663	204	325	1,100	337	326
1,458	452	323	1,058	326	325
1,458	456	320			
	Mittel = 325			Mittel = 324	

Die vorstehenden Zahlen beweisen, dass die beiden Elemente, welche unter einander verglichen wurden, auch einander genügend gleich waren.

Ausserdem zeigen die Messungen mit dem Thermoelement A, dass die Galvanometerausschläge mit der Temperaturdifferenz proportional wachsen, wenigstens bis zu 400 Scalentheilen. (Der Abstand der Scala vom Spiegel betrug 1,75 m). Ich versuchte, ob die Proportionalität noch für weitere Grenzen gültig bleibt, man würde alsdann die unempfindliche Stellung des Galvanometers entbehren können, doch zeigte sich, dass mit 400 Scalentheilen ungefähr die Grenze erreicht ist. Bei weiterem Ausschlag wächst die Empfindlichkeit. So z. B. gab das Galvanometer einen Ausschlag von 674 Scalentheilen, als die Temperaturdifferenz der Löthstellen des Thermoelements B 2,133° betrug, woraus sich für einen Scalentheil ein Werth von 316 Hunderttausendstel Grad berechnet, der ca. 2,5 % niedriger ist als der erste.

Ich versuchte noch, das Intervall, innerhalb welchem die Proportionalität statthat, zu erweitern, indem ich die Nadel des Galvanometers verkürzte, doch ohne den gewünschten Erfolg. Das Instrument war im Ganzen dadurch etwas unempfindlicher geworden, woher es kommt, dass die später für die Versuchsreihen anzuführenden Constanten etwas grösser sind, im Uebrigen war das Verhalten gleich geblieben.

In der nachstehenden Tabelle geben die Zahlen vom 20. Juni zu erkennen, bis wie weit die Proportionalität zwischen Temperaturdifferenz und Scalentheilen gültig war. Die folgenden Bestimmungen geben die für die physiologischen Versuchsreihen gebrauchten Constanten:

Zeit der Messungen	Temperatur-differenz der Löthstellen °C.	Ausschlag des Galvanometers in Scalentheilen	1 Scalentheil ist = Hunderttausendstel Grade C.	Mittel für 1 Scalentheil
20. Juni von 9—10 Uhr Morgens	0,277	75	369	367
	0,677	183	370	
	1,007	273	369	
	1,400	381	367	
	1,719	471	365	
	1,869	513	364	

Zeit der Messungen	Temperaturdifferenz der Löthstellen °C.	Ausschlag des Galvanometers in Scalentheilen	1 Scalentheil ist = Hunderttausendstel Grade C.	Mittel für 1 Scalentheil
25. Juli 4^{30} Uhr Morgens	0,848	230	369	367
	0,858	234	367	
	0,883	241	366	
31. Juli 6^{30} Uhr Morgens	0,743	198	375	374
	0,741	197	376	
	1,135	305	372	
	1,118	300	373	
3. Aug. 10 Uhr Vorm.	0,508	136,5	372	371
	0,511	137,5	372	
	0,850	230	370	
	0,846	228	371	
	1,581	429	369	

Vergleicht man die Mittelzahlen der an verschiedenen Tagen und Tageszeiten gemessenen Constanten, so ergiebt sich die verhältnissmässig grosse Unabhängigkeit von den Veränderungen des Erdmagnetismus. Die grösste Abweichung beträgt nur 1,9 %.

Die Widerstände in der Leitung waren beim Bestimmen jener Constanten genau so gross gemacht, wie sie unter den Umständen, unter denen die Constanten gebraucht wurden, waren, was durch Messungen erwiesen wurde.

Abgesehen von den hier erwähnten Abänderungen habe ich die Wärmemessungen nach der zuletzt beschriebenen Methode[1]) vorgenommen. Eine nicht unwichtige Neuerung habe ich jedoch bei der Berechnung des Coëfficienten c eingeführt. Dieser ist gegeben durch die Gleichung:

$$c = \log \text{nat.} \frac{\tau_0 - \left(\frac{s}{c} - \frac{wl}{cC} \pm \frac{r}{c}\right)}{\tau_n - \left(\frac{s}{c} - \frac{wl}{cC} \pm \frac{r}{c}\right)}$$

Die algebraische Summe der in Klammern stehenden Grösse habe ich früher durch den Versuch ermittelt. Diese Grösse ist

1) Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XIX, p. 222.

nämlich gleich dem τ des stationären Zustandes unter der Voraussetzung, dass die einzelnen Summanden, die Temperaturänderung der Umgebung (r), die Wasserverdampfung (w) und die der Wärmeentwickelung proportionale Temperatursteigerung des Objectes (s) sich gleich bleiben. Dies ist nun streng genommen nicht der Fall, denn wie man aus den Tabellen über den stationären Zustand sieht, wechselt das τ mit der Zeit. Ferner aber, und das ist ein sehr wichtiger Punkt, sind die Bedingungen, unter denen c bestimmt wird, andere als diejenigen, unter denen τ gemessen wird. Denn wenn c bestimmt werden soll, wird das Object vorher ca. 1 Stunde lang um etwa 10° höher erwärmt als diejenige Temperatur liegt, bei welcher τ gemessen wird. Diese Temperatursteigerung hat auf den Athmungsprocess einen beschleunigenden Einfluss und daher wird $\left(\frac{s}{c} - \frac{wl}{cC} \pm \frac{r}{c}\right)$ bei den früheren Versuchen zu niedrig bestimmt sein. Wenn das aber der Fall ist und wenn dennoch das Newton'sche Erkaltungsgesetz als gültig vorausgesetzt wird, so dürfen die bei den Abkühlungsversuchen von 5 zu 5 Minuten gemessenen Temperaturen keine geometrische Reihe bilden, die logarithmischen Differenzen der Rubrik $\frac{c}{M}$ müssen etwas convergiren. Sehen wir uns daraufhin die früheren Tabellen durch, so ist dies auch der Fall. In Folge davon wird c um etwas zu niedrig gemessen. Es giebt nun keine Methode, nach welcher man $\left(\frac{s}{c} - \frac{wl}{cC} \pm \frac{r}{c}\right)$ ohne jede andere Voraussetzung empirisch bestimmen kann. Sobald man aber das Newton'sche Erkaltungsgesetz als gültig ansieht, kann man jene Grösse aus den Zahlen des Abkühlungsversuches selbst berechnen. Setzen wir $\left(\frac{s}{c} - \frac{wl}{cC} \pm \frac{r}{c}\right) = x$, die Temperaturdifferenz zwischen Object und Umgebung zu Anfang des Abkühlungsversuches $= \tau_0$, dieselbe nach einer halben Stunde $= \tau_1$ und nach einer Stunde $= \tau_2$, so besteht offenbar die Bedingung:

$$\log(\tau_0 - x) - \log(\tau_1 - x) = \log(\tau_1 - x) - \log(\tau_2 - x).$$

Aus dieser Gleichung ergiebt sich:

$$x = \frac{\tau_1^2 - \tau_0 \tau_2}{2\tau_1 - (\tau_0 + \tau_2)}, \text{ mithin}$$

$$\left(\frac{s}{c} - \frac{wl}{cC} \pm \frac{r}{c}\right) = \frac{\tau_1^2 - \tau_0 \tau_2}{2\tau_1 - (\tau_0 + \tau_2)}.$$

Wir können somit aus je drei Beobachtungen, welche durch gleiche Zeitintervalle von einander getrennt sind, die fragliche Grösse berechnen. Es ist zweckmässig, diese Zeitintervalle so gross wie möglich zu nehmen, denn würde man die kleinen Zeiträume von 5 zu 5 Minuten, etwa die drei ersten, zur Berechnung benutzen, so üben die letzten Decimalstellen, die nicht frei von Messungsfehlern sind, den bestimmenden Einfluss auf die ganze Reihe aus, die Fehler multipliciren sich dann ganz erheblich. Anders ist es, wenn das Zeitintervall grösser gewählt wird, alsdann ergiebt sich ein Werth, der in der Regel etwas höher ist als der durch Beobachtung ermittelte, was ja die Wahrscheinlichkeit für sich hat, weil mit höherer Temperatur die Athmung ausgiebiger wird.

Ich habe auch meine früheren Versuche nach dieser Methode berechnet und werde später die Zahlen folgen lassen, sie werden dadurch im Allgemeinen etwas höher.

Um nun noch einmal hervorzuheben, welche Voraussetzungen die Methode bei der Bestimmung von c macht, will ich dieselben hier zusammenstellen und besprechen. Dies ist wichtig, wenn es sich darum handelt, die Zuverlässigkeit der Methode zu beurtheilen.

Zunächst wird das Newton'sche Erkaltungsgesetz als gültig vorausgesetzt. Doch diese Voraussetzung ist eine wohl begründete. Abgesehen von meinen früheren Untersuchungen geht die Gültigkeit desselben aus jedem einzelnen Abkühlungsversuch noch besonders hervor. Denn wenn auch $\left(\frac{s}{c} - \frac{wl}{Cc} \pm \frac{r}{c}\right)$ unter jener Voraussetzung aus drei Beobachtungen berechnet ist und diese drei Beobachtungszahlen demgemäss eine geometrische Reihe bilden müssen, so werden sich doch alle übrigen 9 Beobachtungen nur dann zwanglos in diese geometrische Reihe einordnen, wenn die Voraussetzung richtig ist. Dass sie sich mit aller wünschenswerthen Genauigkeit einordnen, zeigen die drei Tabellen, welche überschrieben sind „Bestimmung von c", welche später folgen.

Die weiteren Voraussetzungen bestehen darin, dass die Temperaturänderung der Umgebung, die Wasserverdampfung und die Wärmeentwickelung der Zeit proportional verlaufen. Die Temperaturänderung der Umgebung war bei den Versuchen so gering, dass sie einen bedeutenden Einfluss überhaupt kaum hat. Anders aber ist es mit der Wasserverdunstung und der Wärmeentwickelung. Unter gleichen äusseren Bedingungen, d. h. bei gleichbleibender Temperatur, waren auch diese genügend constant, um für eine Stunde als unvariabel betrachtet zu werden. Aber hier ist zu berücksichtigen, dass bei den Abkühlungsversuchen die Temperatur des Objectes um ca. 4^{0} wechselte. Es entsteht für uns die Frage, ob wir unter diesen Umständen die Wärmeentwickelung noch als constant betrachten können. Streng genommen jedenfalls nicht. Doch können wir hier mit einer Eigenschaft der Pflanzen rechnen, die sich als eine gewisse Trägheit (jedoch nicht im physikalischen Sinne) kennzeichnet. Wenn nämlich eine Bewegung oder eine Thätigkeit einer Pflanze durch irgend ein äusseres Agens ausgelöst worden ist, so dauert die Thätigkeit auch dann noch eine Zeitlang in unveränderter Stärke fort, wenn das auslösende Agens nicht mehr wirksam ist. Jedenfalls wirkt dieser Umstand günstig und verdient deshalb hervorgehoben zu werden. Ob er aber den möglichen Fehler vollkommen ausschliesst, scheint mir und auch wohl dem Leser zweifelhaft.

So viel aber steht fest, wenn die Wärmeentwickelung des Objectes erheblich wechselte, so müssten auch die bei den Abkühlungsversuchen gewonnenen Zahlen für τ erheblich von einer geometrischen Reihe abweichen, was in der ersten Stunde nicht der Fall ist. Ein kleiner Fehler mag immerhin dadurch hervorgerufen werden, sehr gross kann er aus dem angeführten Grunde nicht sein.

Die neue Art der Berechnung des Coëfficienten c hat auf einige meiner alten Versuche einen ziemlich bedeutenden Einfluss, wie aus der nachfolgenden Zusammenstellung hervorgeht;

	c nach alter Berechnung	c nach neuer Berechnung
I	1,706	1,698
II	1,516	1,548
III	1,269	1,383

	c nach alter Berechnung	c nach neuer Berechnung
IV	0,987	1,043
V	1,642[1])	1,802.

Wie man sieht, werden die Resultate dadurch meistens etwas, zweimal aber erheblich höher, im Maximalfall um 9,7 %.

Bei der Bestimmung von c kommt noch ein Umstand in Frage, den ich schon früher in meinen quantitativen Untersuchungen[2]) auf Seite 330 und folgenden näher erörtert habe. Es ist das die Abhängigkeit jener Grösse vom Luftdruck. Ich konnte zeigen, dass c mit abnehmendem Luftdruck auch etwas kleiner wird, obwohl die Verkleinerung unwesentlich war. Ich bin noch heute der Ueberzeugung, dass diesem Umstande eine erhöhte Bedeutung nicht zukommt, besonders deshalb, weil der Luftdruck in dem Athmungsgefäss gar nicht so bedeutend sinkt, wie ich das früher angenommen habe.

Das Sinken findet erst statt am Schluss des Versuches, wenn das Barytwasser umgeschüttelt wird. Vorher überzieht es sich nur oberflächlich mit einer Schicht von Bariumcarbonat, die die Kohlensäure hartnäckig abschliesst. Das Object athmet deshalb auch nicht in einer kohlensäurefreien Atmosphäre, sondern am Schluss des Versuches sogar in einer ziemlich kohlensäurereichen.

Diese Thatsache ergiebt sich leicht aus der Beobachtung des Manometers. Für gewöhnlich habe ich den Gang desselben nicht fortlaufend notirt, sondern nur den Stand zu Anfang und zum Schluss des Versuches aufgezeichnet. Im Versuch Nr. III (Stoff- und Kraft-Umsatz, p. 275) habe ich indessen das Manometer kurz vor dem Umschütteln abgelesen. Die gesammte Druckverringerung vor dem Umschütteln betrug nur 5,9 mm und stieg nach dem Umschütteln rasch auf 29,4 mm. Ganz ähnlich ging es bei den übrigen Versuchen. Auch bei der Bestimmung von c stellt sich im Abkühlungsgefäss ein etwas verringerter Druck her, so dass man annehmen

1) Diese Zahl ist in meiner früheren Arbeit Seite 284 falsch (nämlich zu 1,510) angegeben. Es beruht dies auf einen Fehler, der dadurch hervorgerufen ist, dass eine und zwar die letzte Beobachtung von r überhaupt nicht mit angegeben ist. Sie hat den Werth von 104 Scalentheilen. Wird sie berücksichtigt, so ergiebt sich die angeführte Zahl nach der alten Berechnung.

2) Pringsheim's Jahrb. Bd. XVIII, p. 263.

kann, dass c unter gleichen Umständen bestimmt wird, unter denen es nachher Verwendung findet.

Andere Voraussetzungen als die hier angegebenen und, wie mir scheint, wohl begründeten, hat die Methode der Messung der durch Leitung und Strahlung abgegebenen Wärme nicht. Was die Bestimmung der verdampften Wassermenge anbetrifft, so werde ich auf diese noch bei den Betrachtungen über die Fehler zurückkommen.

Die Kohlensäure- und Sauerstoffmessungen sind bei den neuen drei Versuchsreihen nach der alten Methode ausgeführt. 1 ccm Schwefelsäure zeigte 0,002270 g CO_2, 1 ccm Barytwasser 0,001970 g CO_2 an. Der Titre des Barytwassers wurde kurz vor dem Gebrauch controlirt.

Ich lasse nunmehr die drei neuen Versuchsreihen folgen.

Versuch Nr. I.

Object, Kohlrabi, am 23. Juli Abends abgeschnitten und Nachts über mit den Blättern aufbewahrt.

Beobachtungstabelle über den stationären Zustand.

1 Scalentheil = 0,00367 °C. nach Bestimmungen vom 25. Juli 4½ Uhr Morgens.

Zeit	τ τ_1 τ_2	Temperatur des Thermostaten	r r_1 r_2	Zimmer-temperatur	Baro-meter	Mano-meter
		24. Juli Vormittag				
10^{50}		19,290			756,8	— 3,0
		24. Juli Nachmittag bis 25. Juli Morgen				
3	59	19,406	+ 0,011	20,0		
3^{30}	55	19,422	16			
4	53	30	8	19,4		
4^{30}	51	36	6			
5	51	45	9	19,7		
5^{30}	47	60	15			
6	46,5	75	15	19,8		
6^{30}	45	85	10			
7	45	19,495	10	19,4		

Zeit	τ τ_1 τ_2	Temperatur des Thermostaten	r r_1 r_2	Zimmer-temperatur	Baro-meter	Mano-meter
24. Juli Nachmittag bis 25. Juli Morgen						
7^{30}	45*)					
8	45					
8^{30}	45					
9	45					
9^{30}	45					
10	45	19,490	— 0,005	19,8		
10^{30}	42	19,503	+ 0,013			
11	41	12	9	19,3		
11^{30}	40	25	13			
12	39	40	15	19,9		
12^{30}	38	50	10			
1	37	65	15	19,9		
1^{30}	37	80	15			
2	36	19,600	20	20,1		
2^{30}	35	15	15			
3	35	35	20	19,2		
3^{30}	34	50	15			
4	34	65	15	19,3		
4^{30}	33	85	20			
5	32	19,710	25			
5^{30}	32,5	15	5			
6	33	20	5	19,2		
7		19,705		18,4	759,8	— 66,0

Bestimmung von c.

$$\frac{s+r}{c} - \frac{w\,l}{C\,c} = 0{,}284$$

Zeit	τ in Scalentheilen	τ in Celsiusgraden	$\tau - \left(\frac{s+r}{c} - \frac{w\,l}{C\,c}\right)$	$\log \tau - \left(\frac{s+r}{c} - \frac{w\,l}{C\,c}\right)$	$\frac{c}{M}$	Temperatur des Thermostaten	Zimmer-temperatur
9^{10}	463	3,625	3,341	0,5238		19,695	20,0
9^{15}	416	3,260	2,973	0,4732	0,0506		
9^{20}	375	2,940	2,656	0,4242	0,0490		
9^{25}	338	2,652	2,368	0,3744	0,0508		
9^{30}	306	2,405	2,121	0,3265	0,0479		

*) Die kleiner gedruckten Zahlen von 7^{30} bis 9^{30} sind durch Interpolation berechnet.

Zeit	τ in Scalentheilen	τ in Celsiusgraden	$\tau - \left(\frac{s+r}{c} - \frac{wl}{Cc}\right)$	$\log \tau - \left(\frac{s+r}{c} - \frac{wl}{Cc}\right)$	$\frac{c}{M}$	Temperatur des Thermostaten	Zimmertemperatur
9^{35}	277	2,180	1,896	0,2779	0,0486		
9^{40}	251	1,980	1,696	0,2295	0,0484		
9^{45}	228	1,798	1,514	0,1801	0,0494		
9^{50}	207,5	1,640	1,356	0,1322	0,0479		
9^{55}	189	1,495	1,211	0,0831	0,0491		
10	172,5	1,365	1,081	0,0338	0,0493		
10^{5}	157,5	1,250	0,966	0,9850—1	0,0478		
10^{10}	144	1,145	0,861	0,9350—1	0,0500	19,712	20,2
				Summe	0,5888		
				c pro Stunde	1,356		

Kohlensäureabgabe.

24. Juli 10^{40} U. Vorm. vorgelegt 200 ccm Barytwasser = 0,3940 g CO_2

25. - 7^{5} - - Bestimmung unterbrochen.

50 ccm Barytwasser = 16,1 ccm Schwefels.

50 - - 16,1 - -

200 - - 0,1462 g CO_2

In 20,4 Stunden an CO_2 abgegeben = 0,2478 g

= 126 ccm

In 1 Stunde an CO_2 abgegeben = 6,175 -

Wasserabgabe.

24. Juli 10^{5} Vormittag Gewicht incl. Element = 107,4600 g

25. - 7^{10} - - - - = 107,0100 -

In 21,1 Stunden erfolgter Gewichtsverlust = 0,4500 g

Ab an C in der CO_2 (berechnet auf 21,1 Stunden) = 0,0700 -

In 21,1 Stunden an Wasser abgegeben = 0,3800 g

In 1 Stunde - - - = 0,01801 g

Sauerstoffaufnahme.

Inhalt des Athmungsgefässes 1876 ccm

Ab: Barytwasser 200 ccm

Volumen des Objectes $\frac{97,6}{1,015}$ = 96,2 -

Volumen des Elementes 1 -

(zusammen) = 297,6 -

Anfangsvolumen 1578,4 ccm

24. Juli 10^{50} Uhr Vorm.	Barometer	756,8 mm	Reducirtes Anfangs-volumen	= 1429 ccm
	Thermometer	19,290 °		
	Manometer	— 3,0 mm		
	Tension des Wasserd.	16,6 -		
25. Juli 7 Uhr Vorm.	Barometer	759,8 mm	Reducirtes Schluss-volumen	= 1311 ccm
	Thermometer	19,705 °		
	Manometer	— 66,0 mm		
	Tension des Wasserd.	17,0 -		

In 20,2 Stunden an O aufgenommen = 118 ccm
In 1 Stunde - - - = 5,842 -

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1{,}057.$$

Wärmeabgabe.

Nach der Beobachtungstabelle über den stationären Zustand ist τ und r in $^1/_2$stündigen Intervallen von 3 Uhr Nachmittag bis zum anderen Morgen 6 Uhr, also während 15 Stunden, beobachtet. z ist demnach $= {}^1/_2$, n = 30.

$$\frac{\tau}{2} + \tau_1 + \tau_2 + \ldots + \frac{\tau_{30}}{2} = 1255 \text{ Scalenth.} = 4{,}606\,^0\text{C.}$$

$$\frac{r}{2} \pm r_1 \pm r_2 \pm \cdots \pm \frac{r_{30}}{2} = +\,0{,}317\,^0\text{C.}$$

Gewicht des Objectes = 97,6 g. Spec. Wärme = 0,92. C = 89,79. c = 1,356.

Die Verdampfungstemperatur zu $19{,}5^0$ genommen ist l = 593,2 Cal. w = 0,01801 g.

Aus diesen Zahlen berechnet sich:

a) durch Leitung und Strahlung abgegeben		295 Cal.
b) - Wasserverdunstung	-	160 -
c) In 15 Stunden im Ganzen	-	455 Cal.
d) pro Stunde - -	-	30,3 -

Versuch Nr. II.

Kohlrabi, am 27. Juli geschnitten und am anderen Morgen mit Thermoelement versehen.

Beobachtungstabelle über den stationären Zustand.

1 Scalentheil = 0,00374 °C. nach Messungen vom 31. Juli.

Zeit	τ τ_1 τ_2	Temperatur des Thermostaten	r r_1 r_2	Zimmer-temperatur	Baro-meter	Mano-meter
		30. Juli Vormittag				
10^{10}		18,470		18,2	752,5	— 2,8
		30. Juli Nachmittag bis 31. Juli Morgen				
3	53	18,561	+ 0,009	18,9		
3^{30}	52	70	9			
4	51	83	13	18,8		
4^{30}	50	95	12			
5	49,5	18,603	8	18,6		
5^{30}	49	11	8			
6	48	20	9	18,4		
6^{30}	47	25	5			
7	46,5	18,628	3	18,5		
7^{30}	46*)					
8	45,4					
8^{30}	44,8					
9	44,2					
9^{30}	43,6					
10	43	18,640	+ 0,012	18,5		
10^{30}	42	50	10			
11	40	60	10	18,7		
11^{30}	39	75	15			
12	38	90	15	18,7		
12^{30}	37	18,705	15			
1	36,5	17	12	18,7		
1^{30}	36	35	18			
2	35	55	20	19,0		
2^{30}	34,5	72	17			
3	33,5	95	23	19,2		
3^{30}	32,5	18,817	22			
4	32	41	24	19,2		
4^{30}	32	57	16			
5	32	18,877	20	19,1		
5^{55}		18,920			748,0	— 41,0

*) Die kleiner gedruckten Zahlen von 7^{30} bis 9^{30} sind durch Interpolation berechnet.

Bestimmung von c.

$$\frac{s \pm r}{c} - \frac{wl}{Cc} = 0{,}283^{0}$$

Zeit	τ in Scalentheilen	τ in Celsiusgraden	$\tau - \left(\frac{s \pm r}{c} - \frac{wl}{Cc}\right)$	$\log \tau - \left(\frac{s \pm r}{c} - \frac{wl}{Cc}\right)$	$\frac{c}{M}$	Temperatur des Thermostaten	Zimmertemperatur
8^{20}	412	3,510	3,227	0,5088		18,974	
8^{25}	361	3,080	2,797	0,4467	0,0621		
8^{30}	318	2,720	2,437	0,3868	0,0599		18,4
8^{35}	280,5	2,405	2,122	0,3267	0,0601		
8^{40}	248	2,130	1,847	0,2664	0,0603		
8^{45}	219,5	1,885	1,602	0,2046	0,0618		
8^{50}	195	1,683	1,400	0,1461	0,0585		
8^{55}	174	1,502	1,219	0,0859	0,0602		
9	155,5	1,350	1,067	0,0282	0,0577		
9^{5}	139	1,210	0,927	0,9671—1	0,0611		
9^{10}	125	1,095	0,812	0,9096—1	0,0575		
9^{15}	112,5	0,985	0,702	0,8463—1	0,0633		
9^{20}	101,5	0,890	0,607	0,7832—1	0,0631	18,925	
				Summe	0,7256		
				c pro Stunde	1,671		

Kohlensäureabgabe.

30. Juli 9^{55} U. Vorm. vorgelegt 200 ccm Barytwasser = 0,3940 g CO_2
31. - 6 - - Bestimmung unterbrochen.
50 ccm Barytwasser = 22,15 Schwefels.
50 - - = 22,10 -
200 - - = 0,2009 g CO_2

In 20,1 Stunden an Kohlensäure abgegeben = 0,1931 g
= 98,15 ccm
In 1 Stunde - - - = 4,883 -

Wasserabgabe.

30. Juli 9^{40} U. Vorm. Gewicht incl. Element = 73,7000 g
31. - 6^{10} - - - - - = 73,5150 -

In 21,5 Stunden erfolgter Gewichtsverlust = 0,1850 g
Ab an C in der CO_2 (berechnet auf 21,5 Stunden) = 0,0563 -

In 21,5 Stunden an Wasser abgegeben = 0,1287 g
In 1 Stunde - - - = 0,005987 g

Sauerstoffaufnahme.

Inhalt des Athmungsgefässes		1876 ccm
Ab: Barytwasser	200 ccm	
Volumen des Objectes	$\frac{64,2}{1,015}$ -	= 264,7 -
Volumen d. Elements	1,4 -	
Anfangsvolumen		1611,3 ccm

30. Juli 10^{10} Uhr Vorm.	Barometer 752,5 mm Thermometer 18,47 ° Manometer — 2,8 mm Tension des Wasserd. 15,8 -	Reducirtes Anfangs-volumen	= 1456 ccm
31. Juli 5^{55} Uhr Vorm.	Barometer 748,0 mm Thermometer 18,92 ° Manometer — 41,0 mm Tension des Wasserd. 16,3 -	Reducirtes Schluss-volumen	= 1370 ccm

In 19,75 Stunden an Sauerstoff aufgenommen = 86 ccm
In 1 Stunde - - - = 4,354 -

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,121.$$

Wärmeabgabe.

Nach der Beobachtungstabelle über den stationären Zustand ist τ und r von 3 Uhr Nachmittags bis Morgens 5 Uhr beobachtet. z ist gleich $^1/_2$, n = 28.

$$\frac{\tau}{2} + \tau_1 + \tau_2 + \dots + \frac{\tau_{28}}{2} = 1170,5 \text{ Scalenth.} = 4,378\ ^0\text{C.}$$

$$\frac{r}{2} \pm r_1 \pm r_2 \pm \dots \pm \frac{r_{28}}{2} = +\,0,3105\ ^0\text{C.}$$

Gewicht des Objectes = 64,2 g. Spec. Wärme = 0,92. C = 59,06. c = 1,671.

Die Verdampfungstemperatur zu 18,6° genommen ist l = 593,8 Cal. w = 0,005987 g.

Aus diesen Zahlen berechnet sich:

a) durch Leitung und Strahlung abgegeben = 225,7 Cal.
b) - Wasserverdunstung - = 49,8 -
c) in 14 Stunden im Ganzen - = 275,5 Cal.
d) pro Stunde abgegeben = 19,7 -

Versuch Nr. III.

Kohlrabi, am 2. August Abends geschnitten und bis zum andern Morgen über Kalilauge aufbewahrt.

Beobachtungstabelle über den stationären Zustand.

1 Scalentheil = 0,00371° nach Messungen vom 3. August.

Zeit	τ τ_1 τ_2	Temperatur des Thermostaten	r r_1 r_2	Zimmertemperatur	Barometer	Manometer
			3. August Mittag			
12		19,455		17,8	764,0	— 2,0
			3. August Nachmittag bis 4. August Morgen			
3^{30}	60	19,297	— 0,023	18,3		
4	58,5	19,280	17			
4^{30}	57	70	10	18,4		
5	56	60	10			
5^{30}	54	55	5	18,6		
6	53	53	2			
6^{30}	51	52	1	18,5		
7	50	51	1			
7^{30}	50	19,247	4	18,0		
8	49,8 *)					
8^{30}	49,6					
9	49,4					
9^{30}	49,2					
10	49	19,155	— 0,092	18,0		
10^{30}	47	52	3			
11	45	52	0	18,6		
11^{30}	42	60	+ 0,008			
12	40	70	10	19,0		
12^{30}	39	80	10			
1	38	92	12	19,3		
1^{30}	37	19,205	13			
2	37,5	19,201	— 0,004	18,8		
2^{30}	37	20	+ 0,019			
3	36	35	15	19,8		
3^{30}	35	45	10			
4	36	50	5	19,0		
4^{30}	35	60	10			
5	35	65	5	18,8		
5^{45}		19,265			764,2	— 43,0

*) Die kleiner gedruckten Zahlen von 8 bis 9^{30} sind durch Interpolation berechnet.

Bestimmung von c.

$$\frac{s \pm r}{c} - \frac{wl}{Cc} = 0{,}288\ {}^{\circ}C.$$

Zeit	τ in Scalentheilen	τ in Celsiusgraden	$\tau - \left(\frac{s \pm r}{c} - \frac{wl}{Cc}\right)$	$\log \tau - \left(\frac{s \pm r}{c} - \frac{wl}{Cc}\right)$	$\frac{c}{M}$	Temperatur des Thermostaten	Zimmertemperatur
7^{15}	456	3,660	3,372	0,5279			
7^{20}	395	3,180	2,892	0,4612	0,0667	19,170	
7^{25}	344	2,775	2,487	0,3957	0,0655		
7^{30}	301	2,435	2,147	0,3318	0,0639		
7^{35}	264	2,140	1,852	0,2677	0,0641		
7^{40}	231	1,875	1,587	0,2007	0,0670		
7^{45}	204	1,660	1,372	0,1373	0,0634		
7^{50}	180	1,465	1,177	0,0708	0,0665		
7^{55}	160	1,307	1,019	0,0080	0,0628		
8	142	1,165	0,877	0,9430—1	0,0650		
8^{5}	127	1,045	0,757	0,8791—1	0,0639		
8^{10}	114	0,945	0,657	0,8176—1	0,0615		
8^{15}	102	0,850	0,562	0,7479—1	0,0697	19,115	
				Summe	0,7800		
				c pro Stunde	1,796		

Kohlensäureabgabe.

3. Aug. 11^{40} U. Vorm. vorgelegt 200 ccm Barytwasser = 0,3940 g CO_2
4. - 5^{55} - - Bestimmung unterbrochen.
50 ccm Barytwasser = 25,1 ccm Schwefels.
50 - - = 25,1 - -
200 - - = 0,2279 g CO_2

In 18,25 Stunden an Kohlensäure abgegeben = 0,1661 g
= 84,4 ccm
In 1 Stunde - - - = 4,625 -

Wasserabgabe.

3. Aug. 11^{30} U. Vorm. Gewicht incl. Element = 67,1600 g
4. - 6 - - - - - = 67,0000 -

In 18,5 Stunden erfolgter Gewichtsverlust = 0,1600 g
Ab an Kohlenstoff in der CO_2 = 0,0459 -

In 18,5 Stunden an Wasser abgegeben = 0,1141 g
In 1 Stunde - - - = 0,00617 -

Sauerstoffaufnahme.

Inhalt des Athmungsgefässes			1876 ccm
Ab: Barytwasser	200 ccm	}	
Volumen des Objectes $\frac{57,5}{1,015}$	-	} =	258 -
Volumen d. Elements	1,4 -	}	
Anfangsvolumen			1618 ccm

3. Aug. 12 Uhr Mittag	Barometer	764 mm	Reducirtes Anfangs-volumen	= 1481 ccm
	Thermometer	19,455 °		
	Manometer	— 2,0 mm		
	Tension des Wasserd.	16,8 -		
4. Aug. 5^{45} Uhr Morgen	Barometer	764,2 mm	Reducirtes Schluss-volumen	= 1401 ccm
	Thermometer	19,265 °		
	Manometer	— 43,0 mm		
	Tension des Wasserd.	16,6 -		

In 17,75 Stunden an Sauerstoff aufgenommen = 80 ccm
In 1 Stunde - - - = 4,507 -

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,026.$$

Wärmeabgabe.

Die Beobachtungstabelle über den stationären Zustand ergiebt für $z = 1/2$, $n = 27$,

$$\frac{\tau}{2} + \tau_1 + \tau_2 + \ldots + \frac{\tau_{27}}{2} = 1228,5 \text{ Scalenth.} = 4,558\ ^{\circ}\text{C}.$$

$$\frac{r}{2} \pm r_1 \pm r_2 \pm \cdots \pm \frac{r_{27}}{2} = -0,046\ ^{\circ}\text{C}.$$

Gewicht des Objectes = 57,5 g. Spec. Wärme 0,92. C = 52,9. c = 1,796.

Die Verdampfungstemperatur = 19,2° genommen ist l = 593,4. w = 0,00617 g.

Aus diesen Zahlen berechnet sich:

a) durch Leitung und Strahlung abgegeben = 215,4 Cal.
b) durch Wasserverdunstung - = 49,4 -
c) in $13^1/_2$ Stunden im Ganzen - = 264,8 Cal.
d) pro Stunde - - - = 19,6 -

Zusammenstellung der Resultate.

Nr. des Versuchs	Gemessene Grössen pro Stunde			$\frac{CO_2}{O_2}$	Für 1 ccm CO_2 an Wärme abgegeben	Für 1 ccm O an Wärme abgegeben
	CO_2-Abgabe ccm	O-Aufnahme ccm	Wärme-Abgabe Cal.		Cal.	Cal.
I	6,175	5,842	30,3	1,057	4,91	5,19
II	4,883	4,354	19,7	1,121	4,03	4,53
III	4,625	4,507	19,6	1,026	4,24	4,35
			Mittel =	1,068	4,39	4,69

Zusammenstellung der alten Resultate nach neuer Berechnung.

Nr. des Versuchs	Gemessene Grössen pro Stunde			$\frac{CO_2}{O_2}$	Für 1 ccm CO_2 an Wärme abgegeben	Für 1 ccm O an Wärme abgegeben
	CO_2-Abgabe ccm	O-Aufnahme ccm	Wärme-Abgabe ccm		Cal.	Cal.
I	2,139	2,185	10,89	0,9788	5,09	4,98
IIa	6,622	5,906	23,32	1,121	3,52	3,94
IIb	2,051	2,173	10,08	0,9439	4,91	4,72
III	2,505	2,470	13,15	1,014	5,23	5,32
IV	2,860	2,745	12,22	1,042	4,37	4,45
V	3,558	3,374	16.62	1,079	4,67	4,93
			Mittel =	1,030	4,63	4,72

---

2. Abschnitt.

Fehlergrenzen der Methode.

Am Schlusse des ersten Abschnittes habe ich die alten Resultate nach der neuen Berechnungsweise zusammengestellt, was um so nöthiger war, als die früher gegebenen Zahlen nicht ganz frei von kleinen Rechenfehlern sind. In dem Beispiel zur Berechnung der abgegebenen Wärme Seite 268 habe ich in die Seite 255 richtig

entwickelte Gleichung für x das r eingesetzt, bevor $\frac{\tau}{2} + \tau_1 + \tau_2 + \cdots + \frac{\tau_n}{2}$ mit c multiplicirt war, wodurch ein kleiner Fehler entsteht, der sich auch bei den meisten der übrigen Versuche wiederholt. Beim Versuch Nr. V der alten Reihe war c falsch berechnet, wie schon erwähnt ist (S. 271, Anmerkung). Ausserdem sind bei der neuen Berechnung die S. 270 gegebenen Coëfficienten in Anwendung gekommen.

Vergleicht man nun die Resultate der alten Versuche mit denjenigen der drei neuen, so ergiebt sich eine weitgehende Uebereinstimmung der Mittelzahlen und eine gleichartige Abweichung der einzelnen Versuche. Bedenkt man dabei, dass die neuen Versuche mit ganz anderen Thermoelementen und ganz anderen Constanten, mit unastasirtem Galvanometer etc. ausgeführt sind, so fordert diese Thatsache entschieden zu einer erneuten Untersuchung über die Fehlerquellen der Methode heraus. Wenn der Methode kein grösserer Fehler als ca. 5 % anhaftet, so ergeben sich aus jenen Zahlen wichtige Schlüsse über die Stoffzersetzung im Athmungsprocess. Desgleichen, wenn die Methode einen Fehler von beliebiger Grösse besitzt, der aber stets in demselben positiven Sinne wirkt. Ich will mich hier deshalb noch einmal auf eine Erörterung der Fehlerquellen einlassen, weil es dem Leser wohl noch schwerer werden dürfte als mir selbst, sich ein bestimmtes, vor Allem aber zuverlässiges Urtheil über die Fehler der Methode zu bilden.

Der analytische Fehler der Kohlensäuremessungen ist positiv und beträgt, wie ich früher gezeigt habe, ca. 1,6 %. Es entsteht die Frage, ob nicht ein grösserer Fehler dadurch bedingt ist, dass sich in dem massigen Object Kohlensäure ansammelt, die beim Durchleiten kohlensäurefreier Luft aus dem Object nicht entfernt, später aber, wenn beim Umschütteln des Barytwassers der Druck sinkt, aus demselben ausgepumpt wird. Ich habe, um zu sehen, ob hierdurch ein Fehler bedingt wird, bei dem letzten Versuch das Object eine Nacht vorher über Kalilauge aufbewahrt, um es frei von Kohlensäure zu machen. Die für 1 ccm CO_2 abgegebene Wärme müsste bei diesem Versuch deshalb besonders hoch sein, wenn der

berührte Fehler sich geltend macht; das ist aber nicht der Fall, sondern eher das Gegentheil.

Die Fehler der Sauerstoffmessungen habe ich in meiner letzten Abhandlung zu durchschnittlich 4,6 % angegeben und zwar positiv. Bei der Berechnung derselben ist mir indessen ein Fehler unterlaufen, indem ich von der falschen Voraussetzung ausging, dass durch das Manometer die in der Glaskugel eingeschlossene Kohlensäure gemessen würde. Dies ist nicht der Fall, sondern es wird der Cubikinhalt der Glaskugel gemessen. Wenn man die Versuche umrechnet, so ergeben sich die Fehler:

I = − 4,9 %
II = − 4,1 -
III = − 0,6 -
IV = − 0,6 -
V = − 0,6 -

Dabei ist der genau bekannte Cubikinhalt der Glaskugel = 100 gesetzt. Der Fehler ist also negativ und im Durchschnitt nur 2,2 %. Die grössten Abweichungen sind ebenfalls negativ. Ich lege darauf Werth, weil unter diesen Umständen die für 1 ccm O abgegebenen Wärmequantitäten zu hoch ausfallen mussten.

Die durch Leitung und Strahlung abgegebene Wärmemenge hängt wesentlich von c ab, welche Grösse nach der neuen Berechnungsmethode, wie ich glaube, wohl angenähert bestimmt sein wird. Ein Umstand lässt sich anführen, der einen Einfluss haben könnte, und das ist der Gaswechsel. Zwar wird c bestimmt, während das Object Gaswechsel unterhält, aber die Wärmemengen, welche abgegeben werden, sind gross im Verhältniss zur ausgetauschten Gasmenge während c bestimmt wird, klein dagegen zur Zeit, während c gebraucht wird. Es ist deshalb möglich, dass die Wärmeabgabe bei kleiner Temperaturdifferenz zwischen Object und Umgebung durch den Gaswechsel stärker beeinflusst wird, als bei grösserer Temperaturdifferenz. Da der Gaswechsel die Wärmeabgabe beschleunigt, so müsste c, wenn dieser Umstand in's Gewicht fiel, zu klein bestimmt werden. Es lässt sich hier nur die Richtung des Fehlers angeben, für die Schätzung der Grösse bieten sich keine Anhaltspunkte. Da aber zwischen Gaswechsel und Wärmeentwickelung ein causaler, nahezu proportionaler Zusammenhang besteht, so muss man erwarten,

dass die Resultate gleichmässig beeinflusst werden, dieser Fehler kann also nicht das eine Mal ein niedriges, das andere Mal ein hohes Resultat erklären. Die Fehler, welche durch die Messung von τ und r herbeigeführt werden, halte ich für gering und glaube nicht, dass sie $\pm 2\ ^0/_0$ übersteigen.

Die specifische Wärme der Kohlrabi war bei den neuen drei Versuchen nicht wieder besonders bestimmt. Ich habe angenommen, dass dieselbe bei allen Objecten gleich der früher durch Versuche ermittelten Zahl 0,920 war. Hierdurch kann ein nennenswerther Fehler kaum bedingt sein, da die Zusammensetzung der Objecte doch, wie man weiss, zu gleichartig ist.

Ein grösserer Fehler aber, der jedoch, wie ich gleich erwähnen will, im positiven Sinne wirkt, ist wohl mit der Bestimmung der verdampften Wassermenge verbunden. Denn während das Object gewogen wird, wird es fortwährend leichter, weil es sich nicht in dampfgesättigter Luft befindet. Nach der Ueberführung in das Athmungsgefäss wird durch dieses einige Zeit Luft geleitet, was die Wasserverdunstung des Objectes beschleunigt, während der Zeit aber findet die Wärmemessung noch nicht statt. Ich glaube in der That, dass hier der grösste Fehler der Methode liegt, denn am Schlusse des Versuchs wiederholt er sich in derselben Weise. Ueber die Richtung des Fehlers kann kein Zweifel obwalten, er bewirkt, dass die Resultate zu hoch ausfallen.

Die Methode hat also Fehler, welche das Resultat nach beiden Richtungen hin beeinflussen können; der Zahl nach überwiegen die Fehler, welche das Resultat zu hoch ausfallen lassen. Zum Theil werden sich also die Fehler sicher compensiren, und ich glaube, dass selbst ein pessimistischer Kritiker den Zahlen nicht allzugrosses Misstrauen entgegen zu bringen braucht. Ich will deshalb von Correctionen absehen, da durch sie vielleicht eine grössere Genauigkeit nicht erreicht wird. Vielleicht dürften die Fehler durch die Anwendung der Methode der kleinsten Quadrate auf die Berechnungen noch etwas zu verringern sein.

---

3. Abschnitt.

Bemerkungen zu den Resultaten.

Der Athmungsquotient $\frac{CO_2}{O_2}$ kommt, wie die Zusammenstellungen zeigen, im Mittel der 1 sehr nahe. Berücksichtigen wir den negativen Fehler der Sauerstoffmessung und den positiven der Kohlensäuremessung, so müssten wir nach der angewandten Methode 1,039 finden, wenn der Athmungsquotient 1 wäre. Gefunden wurde im Mittel der alten Versuche 1,030, im Mittel der drei neuen Versuche 1,068. Wir sind deshalb mit Berücksichtigung dessen, was ich schon früher über die Zusammensetzung der Kohlrabi mitgetheilt habe, zu der Annahme berechtigt, dass Traubenzucker verathmet worden ist. Dann müssen wir für 1 ccm aufgenommenen Sauerstoff eine Wärmeabgabe von 4,95 Cal. erwarten, und ebenso viel für 1 ccm abgegebener Kohlensäure. Setzen wir diese theoretisch zu erwartende Menge = 100, so wurden bei den einzelnen Versuchen und im Mittel gefunden:

Alte Versuchsreihe

	berechnet auf Kohlensäure	berechnet auf Sauerstoff
I	102,8 %	100,6 %
IIa	71,1	79,5
IIb	99,2	95,4
III	105,6	107,5
IV	88,3	89,9
V	94,3	99,6
Mittel	93,5	95,4.

Neue Versuchsreihe

	berechnet auf Kohlensäure	berechnet auf Sauerstoff
I	99,2 %	104,8 %
II	81,4	91,5
III	85,7	87,9
Mittel	88,8	94,7.

Ich glaube, dass die Abweichungen die Fehler der Methode übersteigen und halte mich zu dem Schluss berechtigt, dass im Athmungsprocess der Kohlrabi, welche die niedrigen Zahlen geliefert haben, chemische Processe nebenher gelaufen sind, die mit Energieaufnahme verbunden waren, ohne einen Zuwachs an Kohlenstoff zu bedingen. In der That lassen sich auch solche Processe namhaft machen. Die Kohlrabi vollzogen während der Untersuchung lebhafte Wachsthumsvorgänge. Die Knospen in den Blattachseln entwickelten sich weiter und die Reste der abgeschnittenen Blätter wurden von dem verdickten Stengel durch eine Korkschicht getrennt. Setzen wir voraus, dass das Material zu diesen Neubildungen Traubenzucker gewesen ist, so muss beim Uebergang desselben in Cellulose oder Korksubstanz eine Aufnahme von Energie stattfinden, da die Verbrennungswärme der Cellulose höher ist als die des Traubenzuckers. Die so häufig vorkommende Umwandlung von Traubenzucker in Stärke ist ein solcher Energie absorbirender Process, der in diesem Fall aber nicht in Frage kommt. Ob auch die Spaltung der Eiweissstoffe mit Energieaufnahme verbunden ist, lässt sich nicht entscheiden.

Es ist nicht ohne Interesse, die absoluten Grössen der abgegebenen Wärmemengen etwas näher in's Auge zu fassen. Bei dem ersten Versuch der letzten Reihe entwickelte ein Kohlrabistengel von 97,6 g in 15 Stunden 455 Cal., wovon 295 durch Leitung und Strahlung, 160 durch Wasserverdampfung an die Umgebung abgegeben wurden. Berechnen wir diese Quantitäten auf eine Stunde und auf ein Gramm Substanz und setzen die Wärmemenge in Arbeitsmaass um, so ergiebt sich:

zur Verdampfung von Wasser verbraucht	= 46,5	Grammmeter,
in Form von Wärme verloren	= 85,6	-
in Summa	132,1	Grammmeter.

Diese Energiemenge musste ausgelöst werden, um die Lebensprocesse in 1 ccm des Stengels eine Stunde lang im Gange zu erhalten. Da der Versuch so angeordnet war, dass die Temperatur des Objectes dauernd etwas höher war als die der Umgebung, so konnte irgend welche Arbeit von aussen her in das Object nicht eingeführt werden. Jene Summe repräsentirt deshalb die Kraftmenge,

welche ausgelöst werden musste, um die dem Leben (den Lebensbewegungen) sich bietenden Widerstände zu überwinden. Der Leser erhält von der Grösse dieser Kraft eine Vorstellung, wenn er bedenkt, dass sie genügt, um das Object mit einer Geschwindigkeit von 2,2 Meter pro Minute der Schwerkraft entgegen zu bewegen, vorausgesetzt, dass sie ganz zu diesem Zweck Verwendung finde.

Nehmen wir an, dass die untersuchten Kohlrabi im Durchschnitt im Cubikmillimeter 1000 Zellen enthalten, was nach oberflächlichen Zählungen ungefähr zutreffen wird, so kommt auf eine Zelle pro Minute eine ausgelöste Energiemenge von 2,2 Milligrammmillimeter.

Sehen wir uns demgegenüber die Arbeitsleistungen der Zelle an, so fehlt es hier noch an den nöthigen Messungen.

Als hervorragende Arbeitsleistungen der Zellen werden gewöhnlich die unter dem Einfluss des Turgors stattfindenden Dehnungsvorgänge der Zellwand genannt, und sie sind es auch in der That. Hugo de Vries[1]) giebt an, dass die Turgorkraft ausgepresster Zellsäfte wachsender Pflanzentheile im Mittel aus fast 20 Versuchen = 0,2 Aeq. Kalisalpeter zn stellen ist. Ebendaselbst giebt er auf Seite 533 die osmotische Druckkraft von 0,1 Aeq. Kalisalpeter zu etwa 3 Atmosphären an. Jene Druckkraft genügt, um die Zellwand zu spannen und die Elasticität zu überwinden, unter Umständen das Volumen erheblich zu vergrössern, so dass der Durchmesser einer solchen Zelle sich vielleicht um $^1/_5$ seiner Länge vermehrt. Die Arbeitsleistung, welche die Zelle dadurch verrichtet, ist gegeben, wenn wir den auf der Oberfläche lastenden resp. diesem das Gleichgewicht haltenden Druck mit dem Weg multipliciren, über welchen der Druck zurückgeschoben wird. Nehmen wir die Zelle kugelförmig, ihren Durchmesser zu 0,1 mm, den Druck zu 6 Atmosphären, so beträgt der die Spannung der Zellwand repräsentirende Druck, wie man leicht übersieht, $(0{,}05)^2\, 4\, \pi \,.\, 6 \,.\, 760 \,.\, 13{,}6 = 1948$ mg.

Würde die Zelle ihren Radius um $^1/_5$ vergrössern, so würde der Druck um 0,01 Millimeter zurückgeschoben werden müssen, und die geleistete Arbeit betrüge dann 19,48 Milligrammmillimeter, eine Grösse, welche die Zelle in ca. 9 Minuten bei mittlerer Athmungsthätigkeit compensiren würde, immer vorausgesetzt, dass die

1) Pringsheim's Jahrb. 1884, Bd. 14, p. 544.

ausgelöste Energie gänzlich in Arbeit umgesetzt würde, was aber vielleicht nicht der Fall ist.

Man könnte versucht sein, mit Hülfe des zweiten Hauptsatzes der mechanischen Wärmetheorie das Maximum der Arbeit aus der übergeflossenen Wärmemenge und den absoluten Temperaturen zu bestimmen. Dies ist aber unmöglich, da der Athmungsprocess kein Kreisprocess ist, denn nur für einen solchen gestattet der zweite Hauptsatz die Bestimmung des Maximums der Arbeit aus der Wärmemenge und den absoluten Temperaturen.

Es liegt nun nahe, den Assimilationsprocess mit dem Athmungsprocess zu combiniren und so einen vollständigen Kreisprocess zu construiren, für welchen sich dann das Maximum bestimmen lässt. Man denke sich eine mit Chlorophyll ausgerüstete Zelle, die unter dem Einfluss der rothen Strahlen 6 Moleküle Kohlensäure assimilirt unter Bildung eines Moleküls Traubenzucker. Hierbei werden von der Zelle 6 Moleküle Sauerstoff ausgeschieden. Alsdann denke man sich die Assimilationsbedingungen aufgehoben und nehme an, dass der Athmungsprocess das Molekül Traubenzucker verzehrt, wobei die 6 Moleküle Sauerstoff verbraucht und 6 Moleküle Kohlensäure sowie die Verbrennungswärme von 1 Molekül Traubenzucker ausgeschieden werden. Von dem zur Bildung des Traubenzuckers nöthigen Wasser wollen wir annehmen, dass es aus der Zelle stammt und dass es bei der Oxydation des Traubenzuckers in der Zelle verbleibt. Nehmen wir ferner noch an, dass die Zelle, nachdem das Molekül Traubenzucker verathmet ist, sich wieder genau in demselben Zustand befindet, von dem wir ausgegangen sind, so haben wir einen vollständig geschlossenen Kreisprocess vor uns, während dessen die Zelle gelebt hat und auch Arbeit geleistet haben kann. Es entsteht die Frage, wie gross kann diese Arbeit im Maximum gewesen sein? Diese Frage lässt sich beantworten, wenn die Temperatur der Wärmequelle, von welcher die Verbrennungswärme des Moleküls Traubenzucker stammt, und die Temperatur der Umgebung der Zelle, zu welcher beim Athmungsprocess die Verbrennungswärme überfliesst, bekannt sind. Die erste Temperatur ist für unseren Kreisprocess die Temperatur der rothen Strahlen, die zweite können wir innerhalb gewisser Grenzen willkürlich fixiren, nehmen wir an, sie sei 20°, wozu die absolute Temperatur 293° gehört. Die

Temperatur der rothen Strahlen ist sehr hoch, denn nur solche Körper, welche eine sehr hohe Temperatur haben, senden rothe Strahlen aus. Nehmen wir sie einmal zu 1000°, wozu die absolute Temperatur 1273° gehört, an, so können wir das Maximum der Arbeit, welches in dem beschriebenen Kreisprocess geleistet werden konnte, berechnen nach der Gleichung[1]):

$$W\ max. = Q_1\left(1 - \frac{T_o}{T_a - T_o}\log\frac{T_a}{T_o}\right).$$

In dieser Gleichung bedeutet:

W max. das gesuchte Maximum der Arbeit,

Q_1 die übergeflossene Wärmemenge,

T_o die absolute Temperatur der Umgebung, zu welcher die Wärme übergeflossen ist,

T_a die absolute Temperatur der Wärmequelle, aus der die Wärme Q_1 stammt,

log den natürlichen Logarithmus.

Setzt man in jene Formel die genannten absoluten Temperaturen ein, so ergiebt sich:

$$W\ max. = Q_1\ 0{,}5607,$$

d. h. mit anderen Worten, dass in dem beschriebenen Kreisprocess ca. 56 % der gesammten im Athmungsprocess ausgelösten Wärme in Arbeit umsetzbar ist.

Diese Zahl ändert sich nun sofort, sowie nicht alle in dem Kreisprocess gemachten Voraussetzungen erfüllt sind, wenn beispielsweise die Zelle Wasser nach aussen abgiebt, bleibende Volum- oder chemische Aenderungen erfährt und dergleichen mehr. Wir sind deshalb nicht in der Lage, die Arbeit, welche eine Zelle zu leisten vermag, zu berechnen, wenn die im Athmungsprocess ausgelöste Energie sowie die Temperaturen auch bekannt sind. Solche Rechnungen haben deshalb nur den Werth, dass sie dem Experimentator eine Vorstellung von den in Frage kommenden Grössen gewähren, ohne welche allerdings ein quantitatives Experimentiren unmöglich ist.

Man hätte vielleicht erwarten können, dass bei der Gleichartigkeit der untersuchten Objecte und unter den gleichartigen Bedingungen sich zwischen der durch Leitung und Strahlung und der durch

1) Clausius, Mechanische Wärmetheorie, Braunschweig 1887, Bd. 1, p. 305.

Wasserverdunstung abgegebenen Wärme eine constante Beziehung gefunden hätte; dies ist aber nicht der Fall, es scheint vielmehr dieses Verhältniss ganz individuell und wechselnd zu sein.

Ich glaube nicht, dass es mit den heute der Chemie und Physik zu Gebote stehenden Mitteln gelingt, eine genauere Messung der von athmenden Pflanzentheilen abgegebenen Wärme herbeizuführen. Die von mir ausgeführten Messungen genügen auch, um zu zeigen, dass man nicht weit fehl geht, wenn man der Berechnung die ausgeschiedene Kohlensäure oder den aufgenommenen Sauerstoff zu Grunde legt, besonders wenn es sich um längere Zeiträume und um Durchschnittszahlen handelt, in einzelnen Fällen jedoch und für kürzere Zeiten dürfte die Berechnung leicht Fehler von 20 bis 30 % mit sich führen.

Kiel, Landw. Institut.

Das Dickenwachsthum und die Entwickelungsgeschichte der secundären Gefässbündel bei den baumartigen Lilien.

Von

Dr. P. Röseler.

Hierzu Tafel XIII—XVI.

Unsere Kenntnisse über die Anatomie der durch ein secundäres Dickenwachsthum ausgezeichneten Monocotyledonen — der baumartigen Lilien und einiger Dioscoreen — weisen gerade in Bezug auf die Natur dieses Dickenwachsthums und seiner Producte vielfache Lücken auf. Ueber die speciellen Theilungsvorgänge im Verdickungsringe derselben liegen nähere Untersuchungen nicht vor, und was die Entwickelungsgeschichte ihrer secundären Gefässbündel anbetrifft, so stehen hierüber zwei Ansichten einander entgegen, deren genauere Prüfung bisher nicht erfolgt ist.

Im Folgenden möchte ich die Ergebnisse von Untersuchungen über die im Obigen angedeuteten fraglichen Punkte mittheilen. Ich glaube mich dabei, was die baumartigen Lilien betrifft, auf Yucca, Dracaena und Aloë beschränken zu können, da die anderen in Frage kommenden Pflanzen hinsichtlich der hier zu behandelnden Verhältnisse mit diesen im Wesentlichen übereinstimmen. Der Dioscoreen mit secundärem Dickenwachsthum wird vergleichsweise in einigen Anmerkungen gedacht werden.

Nach einer Uebersicht über die Anatomie von Yucca, Dracaena und Aloë mögen die Untersuchungen über die Theilungsvorgänge im Verdickungsringe derselben folgen, an welche sich eine Darstellung der Entwickelungsgeschichte der secundären Gefässbündel anschliessen wird. In einem letzten Capitel soll noch das Verhalten der Blattspurstränge während des Dickenwachsthums erörtert werden.

Capitel I.

Vergleichende Anatomie von Yucca, Dracaena und Aloë[1]).

Fertigt man sich eine glatte Querschnittsfläche durch den Stamm einer Dracaena, Yucca oder Aloë an, so kann man mit blossem Auge unschwer drei verschiedene Regionen auf derselben erkennen. Der mittlere, fast genau kreisförmige Theil besteht aus loserem Gewebe, in welchem man verhältnissmässig spärlich verstreute Gefässbündel erblickt, die nach der Peripherie hin zahlreicher werden. Diese Partie wird von einer meist ringförmigen Zone umschlossen, welche von derberem, festeren Bau ist als das Centrum, und sich gegen dieses scharf absetzt. Auch sind in dieser Region viel zahlreichere Gefässbündel wahrzunehmen. Dieselben sind meist zu concentrischen Kreisen geordnet, so dass man den Eindruck erhält, als habe man den Holzkörper eines Dicotyledonenstammes mit den Jahrringen vor sich, indem diese concentrischen Gruppen, die sich deutlich von dem übrigen Gewebe abheben, das derbere Herbstholz zu repräsentiren scheinen. Dazu kommt noch, dass vielfach horizontale Streifen in radialer Richtung den ganzen Ring durchziehen, welche Markstrahlen täuschend ähnlich sehen. Es sind dies Gewebestränge, die mit den Blattspuren, den Gefässbündeln des Central-

1) Was die diesbezügliche Literatur betrifft, so verweise ich auf de Bary (Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane, p. 636 ff.), der, bei Gelegenheit der Darstellung einiger Hauptpunkte der Anatomie der Dracaenen, eine Zusammenstellung der Litteratur derselben giebt, welche bis zum Jahre 1876 reicht. Eingehendere Schilderungen der Anatomie der secundären Gefässbündel finden sich in der Abhandlung von Kny: Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Tracheiden (Berichte der deutschen bot. Gesellsch., Jahrg. IV, 1886, p. 267 ff.).

cylinders in innigem Zusammenhange stehen. — Die äusserste Zone endlich, die Rinde, ist wieder loseres Gewebe; sie findet nach aussen in einer mehr oder minder starken Korkschicht ihren Abschluss.

Spaltet man einen solchen Stamm längs auf, so erkennt man, zumal an nicht zu hohen Exemplaren, dass die ringförmige, holzige Zone nach unten hin an Dicke zunimmt, dagegen nach der Spitze zu allmählich aufhört, so dass die ganze Masse einem abgestumpften Kegel gleicht, aus welchem ein Hohlcylinder herausgeschnitten ist. Der Kürze halber wollen wir dieselbe schlechthin als Holzkörper bezeichnen. Der Holzkörper ist das Product des secundären Dickenwachsthums. Er wird nach aussen von einer meristematischen Zone umgeben, die ihn fortwährend mit neuem Material: mit Parenchym und Gefässbündeln versorgt.

Was die Grössenverhältnisse der einzelnen Bestandtheile des Stammes betrifft, so können natürlich nur die des Centralcylinders und der Rinde in Betracht kommen, da ja die Dicke des Holzkörpers als des Productes des secundären Dickenwachsthums je nach dem Alter des Stammes eine verschiedene ist. Ich fand den Durchmesser des Centralcylinders bei einigen Exemplaren von Yucca und Dracaena 15—20 mm betragend, bei einem Exemplar von Yucca conspicua nahezu 40 mm, bei Aloë arborescens 16 mm, Aloë nobilis 23 und bei A. soccotrina 36 mm. Noch veränderlicher ist die Dicke der Rinde. Bei 14 verschiedenen Species von Aloë schwankte dieselbe zwischen 1,5 und 8 mm mit den entsprechenden Stammdurchmessern von 24 und 90 mm. Indessen soll damit nicht gesagt sein, dass die Dicke der Rinde proportional dem Stammdurchmesser wachse; vielmehr möchte ich betonen, dass dies nicht der Fall ist, indem z. B. ein 120 mm dicker Stamm von Yucca gloriosa eine nicht 3 mm starke Rinde besass, dahingegen ein etwa 40 mm dickes Exemplar von Aloë rubrocincta eine solche von 5 mm.

Gehen wir nun auf eine genauere Betrachtung des anatomischen Baues der in Frage kommenden Pflanzen ein. Wir betrachten zuerst den Centralcylinder. Derselbe enthält die Blattspurstränge, welche, an seiner Peripherie beginnend, eine mehr oder minder weite Strecke ungefähr parallel der Stammaxe emporsteigen, dann allmählich sich nach der Mitte hinziehen, alsdann nach aussen umbiegen und unter verschieden grossem Winkel rasch in den Holzkörper



bezw. die Rinde einbiegen. Dabei ist ihr Verlauf nicht immer genau radial.

Der Bau der Blattspuren ist in den verschiedenen Stadien ihres Verlaufes Aenderungen unterworfen. Da, wo sie in den Holzkörper resp. die Rinde eintreten, bestehen sie meist nur aus Siebröhrengewebe, Ring- und Spiralgefässen und Parenchym in einer sogleich näher zu schildernden Anordnung. Weiter nach dem Stamminnern zu führen sie auch Tracheiden und ganz unten endlich verlaufen sie ohne Ring- und Spiralgefässe.

Die Anordnung der Gefässbündelelemente ist im Allgemeinen bei Yucca, Aloë und Dracaena dieselbe. Rindenwärts liegt das Phloëm und nach dem Stamminnern gekehrt, das Phloëm halb umschliessend, die in zartwandigem Parenchym eingebetteten Ring- und Spiralgefässe. Oft kommt dann noch ein das Ganze scheidenförmig umgebender Kranz von derbwandigem Parenchym hinzu, der bisweilen, aber nicht immer, nach der Rinde hin, also auf der Phloëmseite, offen ist. Die Wandungen der Zellen dieser Strangscheide sind mit zahlreichen, grossen, unbehöften Poren besetzt.

Anders gestaltet sich nun das Bild, wenn noch Tracheiden hinzukommen. Die ersten Tracheiden zeigen sich wie zwei Bastbelege an den Seiten der Blattspur, und zwar bei Yucca etwa in der Mitte, bei Dracaena und Aloë mehr nach vorn, so dass sie das Phloëm zum Theil bedecken. Diese beiden besitzen oft noch einen dritten Tracheidenbeleg auf der Innenseite des Bündels. Zwischen den Tracheiden liegen stets parenchymatische Elemente.

Verfolgen wir die Blattspur nun weiter nach unten, so sehen wir, dass die Tracheiden sich vermehren, dass sich die beiden seitlichen Belege vereinigen, bei Yucca zu einem die Siebröhren und Gefässe trennenden Balken, bei Dracaena und Aloë aber zu einem halbmondförmigen, rindenwärts dem Bündel vorgelagerten Belege, welcher schliesslich zu einem vollen Ringe wird. So haben wir folgendes Bild: Bei Yucca ist das Phloëm nach aussen den Tracheiden vorgelagert, bei Dracaena und Aloë wird dasselbe von den Tracheiden umschlossen. Nach dem Stamminnern zu liegen in beiden Fällen Ring- und Spiralgefässe. Fig. 16 auf Taf. XV stellt eine Blattspur von Yucca in diesem Stadium dar; P bedeutet da-

selbst das Phloëm, t die Tracheiden und r die Ring- und Spiralgefässe.

Die Ring- und Spiralgefässe verlieren sich allmählich, so dass schliesslich die Blattspur in ein Stadium übergeht, in welchem sie nur aus Phloëm, Tracheiden und Parenchym besteht.

Selbstverständich giebt diese Darstellung nur in grossen Zügen ein Bild von der wechselnden Zusammensetzung der Blattspuren während ihres Verlaufes. Im Einzelnen kann dieser Wechsel mannigfachen Modificationen unterworfen sein, wenn nur sein allgemeiner Charakter erhalten bleibt. Auf das letzte Stadium werden wir übrigens nachher bei der Betrachtung der secundären Gefässbündel zurückkommen. Bemerkt sei noch, dass je nach Gattung und Art auch hier, wie überhaupt während des ganzen Verlaufes, eine Scheide von derbwandigem Parenchym den Gefässstrang umgeben kann. Eine solche ist natürlich nur dann wahrzunehmen, wenn das Grundgewebe des Centralcylinders, was nicht immer der Fall ist, selbst nicht aus derbwandigem Parenchym besteht. In der Regel allerdings ist dasselbe zartwandig; in jedem Falle aber sind seine Elemente auf dem Querschnitte kreisrund, selten oval, nie eckig, zum Unterschiede von den zu einem rechteckigen Querschnitte neigenden, im Allgemeinen etwa halb so hohen Parenchymzellen des Holzkörpers, dessen Betrachtung wir jetzt vornehmen wollen. — Auf die Entwickelungsgeschichte des Centralcylinders möchte ich nicht weiter eingehen; ein näheres Studium derselben würde den Rahmen der vorliegenden Arbeit überschreiten. Ich möchte nur bemerken, dass der Centralcylinder während seiner Differenzirung eine Dickenzunahme erfährt, ohne indessen einen regulären Verdickungsring zu entwickeln.

Die Gefässbündel des Holzkörpers enthalten nur Siebröhrengewebe, Tracheiden und Parenchym, nie Gefässe; der schon oben bei den Blattspuren hervorgehobene Unterschied in der Anordnung ihrer Bestandtheile zwischen Yucca[1]) einerseits, Aloë[2]) und Dracaena

1) Die Dioscoreen Testudinaria elephantipes, Tamus communis, Dioscorea convolvulacea und D. punctata schliessen sich in Bezug auf die Gruppirung der Elemente der secundären Gefässbündel an Yucca an.

2) Nach Kny ist bei Aloë das Phloëm wie bei Yucca rindenwärts gelegen. An den von mir untersuchten Species: Aloë soccotrina, A. nobilis und A. arborescens fand ich dies nicht bestätigt.



andererseits ist auch bei ihnen vorhanden. Sie liegen in parenchymatischem Gewebe, welches häufig derbwandig ist und dann denselben Bau zeigt, wie die vorhin erwähnten Strangscheiden. In diesem Falle ist auch ihr rechteckiger Querschnitt sehr hervortretend, während da, wo das Parenchym zartwandiger bleibt, seine Zellen gegen einander abgerundet erscheinen und zwischen sich zahlreiche grosse Intercellularräume lassen. In jedem Falle aber ist eine Neigung dieser Zellen, sich zu radialen Reihen zu ordnen, unverkennbar. Ihre räumliche Gestalt ist nicht parallelepipedisch, wie vielleicht der Querschnitt vermuthen lässt; sie sind vielmehr mit vielkantigen Prismen zu vergleichen, deren — abgerundete — Kanten radial gerichtet sind, während ihre Endflächen durch die tangentialen Zellwände repräsentirt werden.

Den anatomischen Bau der secundären Gefässbündel wollen wir bei Yucca eingehender studiren. Aloë und Dracaena werden sich durch Hinweisung auf die unterscheidenden Merkmale leicht erledigen lassen.

Die secundären Gefässbündel der betreffenden Species von Yucca liegen eingebettet in nicht allzu derbwandigem Parenchym, dessen Wände unregelmässig mit einfachen, unter einander an Grösse sehr verschiedenen Poren besetzt sind. Sie haben die bekannte ovale Querschnittsform und lassen deutlich zwei differente Gewebepartieen in der angegebenen Anordnung unterscheiden, den Siebröhrentheil und den Tracheidentheil. In beiden fehlen parenchymatische Elemente nicht. Dieselben sind aber keineswegs übereinstimmend gebaut, vielmehr sondert sich das Phloëmparenchym streng von dem zwischen den Tracheiden liegenden ab. Ersteres ist nämlich zartwandig, letzteres dagegen etwas verdickt und zum Unterschiede von jenem mit vielen grossen, selten auch kleinen, unter einander ungefähr gleichen Poren versehen, welche der Wandung ein netzartiges Aussehen verleihen. Färbungen mit Phloroglucin zeigen auch in der Beschaffenheit der Wandungen des Phloëm- und Tracheiden-Parenchyms einen Unterschied; letztere sind nämlich, wie die der Tracheiden, stark „verholzt“.

Das Tracheiden-Parenchym umgiebt als eine bisweilen unterbrochene Scheide die ganze Gruppe der Tracheiden, dieselbe oft auch vom Phloëm abschliessend, und durchzieht sie in einzelnen

Strängen nach allen Richtungen des Raumes[1]). Vielfach ist diese Parenchymscheide auch um das Phloëm herum fortgesetzt, ist dort aber selten vollständig geschlossen.

Das Phloëmparenchym, durch die Structur seiner Wände wie angegeben von dem soeben besprochenen unterschieden, ist sehr leicht von dem übrigen Gewebe des Siebröhrentheils, den Siebröhren und ihren Geleitzellen, zu trennen. Die Siebröhren haben nämlich starke Wände von milchweisser Farbe; die kleinen Geleitzellen von meist rechteckigem Querschnitt führen einen gelblichen Inhalt; beide erreichen in Bezug auf ihr Lumen die Grösse der Parenchymzellen nicht. Diese umgeben nun ebenfalls scheidenförmig die ausserordentlich charakteristisch hervortretende Gruppe der Siebröhren und Geleitzellen. Selten nur dringen sie theilweise zwischen dieselben ein, ohne sie indessen jemals in einzelnen Strängen zu durchsetzen, so dass die Siebröhrengruppe stets deutlich hervortritt. — Die Scheide des Phloëmparenchyms ist keineswegs immer vollkommen geschlossen, sondern weist vielfache Lücken auf, zumeist nach der Innenseite, so dass oftmals die Siebröhren und Geleitzellen an das Tracheidenparenchym und, wenn dieses an derselben Stelle ebenfalls eine Unterbrechung zeigt, unmittelbar an die Tracheiden angrenzen. Einen solchen Fall zeigt das in Fig. 17, Taf. XV dargestellte secundäre Gefässbündel von Yucca. Daselbst bedeuten S die Siebröhren, C die Geleitzellen; P ist das Phloëmparenchym, p das die Tracheiden t begleitende Parenchym.

Was die zahlenmässigen Factoren betrifft, mit denen die einzelnen Bestandtheile an der Bildung der Gesammtzahl der Gefässbündelelemente betheiligt sind, so mag an dieser Stelle nur bemerkt werden, dass die Zahl der Siebröhren zwischen drei und sechs schwankt; wenig mehr Elemente weisen die Geleitzellen auf und ebenso viele etwa das Phloëmparenchym, so dass der ganze Siebtheil im Durchschnitt etwa 15 Elemente auf dem Querschnitt umfasst; das Parenchym der Tracheiden zählt im Mittel 28 Zellen und die Anzahl der Tracheiden selbst ist durchschnittlich 42[2]). Ein-

1) Darauf hat schon Kny hingewiesen, l. c. p. 269.

2) Die Gefässbündel der Dioscoreen, bei welchen letzteren bekanntlich nur die Knollen eines secundären Dickenwachsthums fähig sind, lassen sich in Bezug auf Grösse und Häufigkeit des Vorkommens, wie auch natürlich, mit denen in den

gehendere Betrachtungen über diese Zahlenverhältnisse behalten wir uns für das specielle Capitel vor, welches von der Entwickelungsgeschichte der secundären Gefässbündel handelt; ebenda wird auch der Bau der Tracheiden besprochen werden.

Untereinander stehen die secundären Gefässbündel auf mannigfaltige Weise in Verbindung. Oftmals verschmelzen zwei isolirte Gefässstränge vollständig zu einem einzigen; sodann kommt es vor, dass zwei Gefässbündel sich in ihrem Längsverlaufe gewissermaassen nur berühren, dass nur ihre beiderseitigen Tracheidentheile verschmelzen, während die Phloëmgruppen getrennt bleiben; ferner stehen bisweilen zwei längsverlaufende Gefässstränge durch einen meist kleineren dritten, dessen Verlauf natürlich ein schräger ist, in Verbindung, und endlich zweigt sich häufig ein nur von netzwandigem Parenchym begleiteter Strang von Tracheiden von einem Bündel zum anderen ab, der dann oft, wenigstens streckenweise, in horizontaler Richtung das Grundgewebe durchzieht. Einen derartigen, durch ihre Vereinigungen bedingten Verlauf zeigen vielfach auch die secundären Gefässbündel selbst. Bemerkt zu werden verdient noch, dass die Anastomosen und Gefässbündelvereinigungen sehr zahlreich sind und nach allen Richtungen hin stattfinden können, wobei die tangentiale Richtung überwiegt[1]), und dass die Entsendung eines Tracheidenstranges auch an die Blattspuren erfolgen kann.

Nunmehr erübrigt noch, auf die Unterschiede zwischen den secundären Gefässbündeln und den unteren Enden der Blattspuren hinzuweisen, welche ja, wie erwähnt, auch nur aus Phloëm, parenchymatischem Gewebe und Tracheiden bestehen. Diese Unterschiede beziehen sich einmal auf die Zahlenverhältnisse, in denen die einzelnen Gewebeelemente an der Bildung der Gefässbündel auf dem Querschnitt betheiligt sind. Während in den secundären Ge-

---

knollenförmigen Wurzelstöcken der baumartigen Lilien vergleichen. Hier ist nämlich einmal die Zahl der secundären Gefässbündel relativ geringer als im Stamm; sodann ist ihre Querschnittsfläche, weil ihr Tracheidentheil im Allgemeinen weniger Elemente aufweist, kleiner als die der secundären Gefässbündel des Stammes. — Bei Tamus communis ergab sich 12 als die mittlere Anzahl der Tracheiden in den secundären Gefässbündeln.

1) Vergl. Kny, l. c. p. 269

fässbündeln die Zahl der Siebröhren selten über vier hinausgeht, beträgt sie in den unteren Enden, wie überhaupt im ganzen Verlaufe der Blattspuren, zehn und mehr Elemente; entsprechend grösser ist daher in den letzteren die Zahl der Geleitzellen, geringer aber die der Tracheiden, wodurch auch die Querschnittsfläche kleiner wird, als bei den secundären Gefässbündeln. Ferner ist die Querschnittsform dieser letzteren eine mehr oder minder ovale, die der Blattspuren dagegen rundlicher, oft kreisrund, wenigstens in Bezug auf den Tracheidentheil, indem vielfach das Phloëm rindenwärts aus dem Bündel hervorragt. Endlich ist die Anzahl der Blattspurbündel im Vergleiche zu der der secundären Gefässbündel, bezogen auf dieselbe Querschnittsfläche, eine weit geringere. — Alle diese Kennzeichen gestatten eine sofortige Entscheidung darüber, ob man es im gegebenen Falle mit einem secundären Gefässbündel oder mit einer Blattspur zu thun habe.

Genau denselben Charakter wie bei Yucca finden wir auch bei Aloë und Dracaena in den secundären Gefässbündeln ausgeprägt. Auf den äusseren Unterschied in der Gestaltung — die Siebröhrengruppe wird bei Aloë und Dracaena im Allgemeinen von den Tracheiden umschlossen — wurde schon weiter oben hingewiesen. Ein das Bündel umgebender Kranz von Parenchymzellen ist nicht immer wahrnehmbar, da oft das Grundgewebe selbst verdickte, mit grossen Poren versehene Wandungen besitzt, was auch bei Yucca vorkommt (so fand ich es bei Yucca conspicua). Indessen möchte ich auf die Thatsache aufmerksam machen, dass, wenn dies der Fall ist, die Verdickung der Wände erst in einiger Entfernung vom Meristemringe erfolgt, und dass man in den Zonen, wo dieselbe noch nicht stattgefunden hat, bereits vollkommen ausgebildete Gefässbündel antrifft, die von einer ebenso beschaffenen Scheide von Parenchymzellen eingeschlossen werden, wie wir sie oben bei Yucca gefunden haben.

Vermöge des zwischen den Tracheiden gelegenen Parenchyms communicirt das Phloëm an vielen Stellen im Längsverlaufe des Bündels mit dem Grundgewebe. Ersteres pflegt übrigens hier nicht so charakteristisch gestaltet zu sein, wie bei Yucca, zumal da die Siebröhren der eigenthümlichen Dickwandigkeit ermangeln. Was die Zahlenverhältnisse der Elemente betrifft, so zeigten auf dem Quer-

schnitt: Dracaena Draco im Mittel 24, Aloë soccotrina 38 Tracheiden. Da aber die Tracheiden bei Dracaena Draco und Aloë ein ungleich grösseres Lumen besitzen als bei Yucca, so geben die secundären Gefässbündel von Dracaena in Bezug auf die Grösse ihres Querschnittes denen von Yucca nichts nach; letztere werden aber hierin von den Aloëbündeln bei weitem übertroffen. In den übrigen Zahlenverhältnissen gleichen die secundären Bündel von Dracaena und Aloë etwa denen von Yucca. Für ihre Unterscheidung von den unteren Enden der Blattspuren sind im Allgemeinen dieselben Gesichtspunkte maassgebend, von welchen wir bei Yucca ausgingen; vor allen Dingen möchte ich die fast genau kreisrunde Querschnittsfläche der Blattspuren hervorheben, die hier, weil das Phloëm in der Mitte liegt, naturgemäss noch viel charakteristischer zum Ausdruck kommt, als bei Yucca[1]).

Ueber die Anatomie des Verdickungsringes ist wenig zu sagen. Die Zellen desselben gleichen ihrer Gestalt nach natürlich denen des aus ihm hervorgegangenen Grundgewebes im Holzkörper; letztere besitzen aber im Allgemeinen eine grössere radiale Ausdehnung[2]). Zu erwähnen wäre hier noch, dass der Verdickungsring, wie aus den oben angegebenen Dimensionen des Holzkörpers folgt, seine Thätigkeit an der Basis des Stammes zuerst beginnt und unterhalb der Spitze, in je nach der Art verschiedener Entfernung von derselben, aufhört, aber mit dem Längenwachsthum des Stammes auch nach oben hin fortschreitet. Es scheint mir, als ob der Verdickungsring bis nahezu an die untersten noch lebenden Blätter heranreicht; doch soll damit nicht gesagt sein, dass er, wenn die ersten Blätter abfallen, sich auch schon differenzirt; vielmehr kann der Stamm in

---

1) In dem Lehrbuche von de Bary findet sich l. c. ein Holzschnitt, der eine Partie aus dem Verdickungsringe und dem secundären Holze von Dracaena Draco darstellen soll. Derselbe ist auch in die meisten modernen Lehrbücher übergegangen. Es befindet sich aber auf ihm meiner Meinung nach auch ein Theil des Centralcylinders abgebildet. Die in den betreffenden Figuren kreisrunden, vom Verdickungsringe am meisten abgewendeten Gefässbündel sind untere Enden von Blattspuren, wie man schon an ihrer spärlichen Vertheilung im Grundgewebe gegenüber dem dichteren Vorkommen der Gefässbündel nahe dem Verdickungsringe erkennt. Ausserdem sind die Zellen des Grundgewebes da, wo ovale Gefässbündel gezeichnet sind, in radiale Reihen geordnet.

2) Vergl. die diesbezüglichen Angaben am Schlusse des III. Capitels.

ziemlicher Länge bestehen, ohne einen Verdickungsring zu besitzen. Jedenfalls aber, und das möchte ich betonen, habe ich an den von mir untersuchten Exemplaren in der Region, wo lebenskräftige Blätter am Stamme sassen, nie einen Verdickungsring constatiren können [1]).

Capitel II.

Die Zelltheilungen im Verdickungsring und die Dickenzunahme des Stammes.

Es wird von Interesse sein, ehe wir auf die specielle Behandlung dieses Themas eingehen, an die Ergebnisse der Untersuchungen über den Verdickungsring der Laub- und Nadelhölzer zu erinnern. — Sanio [2]) hat für Pinus silvestris nachgewiesen, dass in jeder der Radialreihen des Verdickungsringes eine Initiale existire, d. h. eine Zelle, die unbegrenzt theilungsfähig ist, deren Thätigkeit er in folgenden Worten zusammenfasst: „Von den beiden durch tangentiale Theilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen verbleibt entweder die obere als Cambiummutterzelle, während die untere sich noch einmal tangential theilend als Zwilling zum Holze übertritt, oder es verbleibt von den beiden durch Theilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen die untere als Cambiummutterzelle, während sich die obere noch einmal theilt und als Zwilling zum Baste übertritt. Indem beide Fälle mit einander abwechseln, entstehen nach aussen Zellzwillinge für den Bast, nach innen für das Holz.“ Diese Regel, welche natürlich nur im Allgemeinen Gültigkeit hat, wurde von Krabbe [3]) bei anderen Nadel-

1) Auf die entgegengesetzten Angaben Millardet's, welcher bei Yucca den Verdickungsring bis 3 mm unterhalb der Stammspitze, also offenbar bis in die blatttragende Region hinein reichen lässt, hoffe ich in einer besonderen Arbeit zurückkommen zu können.

2) K. Sanio, Anatomie der gemeinen Kiefer (Pinus silvestris). Pringsheim's Jahrbücher, Bd. IX, p. 50 ff.

3) G. Krabbe, Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen, Berlin 1884, p. 33 ff.



hölzern bestätigt und auch auf das Meristem des Holzes und der Rinde bei einigen Laubhölzern ausgedehnt. „Im Markstrahlenmeristem aber geht," nach Krabbe, „die eine der Tochterzellen direct, ohne sich zu theilen, je nach der Lage zu ihrer als Initiale functionirenden Schwesterzelle entweder zu dem im Xylem oder zu dem im Phloëm verlaufenden Theil des Markstrahls über."

Als wesentliches Beweismoment für das Vorhandensein einer Initiale wird namentlich von Sanio der folgende Umstand hervorgehoben, auf den auch ich besonderes Gewicht legen möchte. Da mit dem fortschreitenden Dickenwachsthum der Radius des Stammes sich beständig vergrössert, so muss auch die Anzahl der Radialreihen im Verdickungsringe von Zeit zu Zeit eine Vermehrung erfahren. Wenn nun Initialen vorhanden sind, so kann eine solche Vermehrung einfach in der Weise geschehen, dass eine der Initialen sich einmal radial theilt. Dadurch ist eine Vergrösserung der Anzahl sämmtlicher Radialreihen um eine Einheit ausgesprochen; davon, dass diese Vergrösserung in der angegebenen Weise erfolgt, kann man sich leicht überzeugen.

Schliesslich sei noch auf den Umstand hingewiesen, dass die Initialen einen Ring bilden, der, wenn sie auch mit ihren radialen Seitenflächen nicht immer genau auf einander passen, doch im Allgemeinen stets zu constatiren ist. Dieser Umstand ist nur natürlich; denn andernfalls müsste man zu fortwährenden Verschiebungen und und einem beständigen Gleiten der Radialreihen auf einander seine Zuflucht nehmen, was einen unnützen Aufwand von Arbeit bedingen würde.

I. Nach diesen Vorbemerkungen wollen wir uns mit der Frage nach den Zelltheilungen im Verdickungsringe der baumartigen Lilien beschäftigen und zwar wollen wir dabei von der Voraussetzung ausgehen, dass denselben gerade so wie bei den Laub- und Nadelhölzern Initialen zu Grunde liegen. Unsere erste Aufgabe wäre nun, zu fragen, ob diese angenommenen Initialen und ihre Segmente sich vielleicht nach einem ähnlichen Gesetze theilen, wie bei den Laub- und Nadelhölzern, und, wenn dies nicht der Fall ist, ob die

Theilungen überhaupt irgend welche Gesetzmässigkeit befolgen[1]).

Bei der Betrachtung des Querschnittes der hierher gehörigen Pflanzen fällt es zunächst auf, dass die Radialreihen der Zellen des Verdickungsringes meist ziemlich weit zu verfolgen sind, wenn man nach dem Innern des Stammes zu geht, dass aber die Zone der lebhaften Theilungen, wenn sie auch nicht direct an die Rinde angrenzt, so doch oft nur durch eine oder wenige Zellen von dieser getrennt ist. Fig. 14, Tafel XIV zeigt einen Querschnitt durch den Verdickungsring von Aloë soccotrina. Die Zellen 1—5 sind Zellen der ursprünglichen Rinde (k ist ein Rhaphidenschlauch), sie alterniren mit den Radialreihen. Die Zone der lebhaften Theilungen grenzt fast unmittelbar an die Rinde. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Yucca I. Bei Yucca II und Dracaena Draco — auch diese besass einen sehr lebhaft thätigen Verdickungsring — war es noch am ehesten möglich, Fortsetzungen der Radialreihen über die lebhafte Theilungszone nach aussen hin zu verfolgen, die aber im günstigsten Falle auch nur 6—8 Zellen umfassten. Wenn wir nun Initialen annehmen, so ist es natürlich, dass wir dieselben in die Zone der lebhaften Theilungen verlegen und die nach aussen diese Zone begrenzenden Zellen, von denen die inneren stets Theilungen zeigen, als vom Verdickungsringe zur Rinde abgeschieden erklären.

Wir haben dann sofort den Schluss, dass die Rindenbildung bei den baumartigen Lilien eine nur sehr spärliche ist. — Dasselbe ergiebt sich auch aus der Betrachtung der Figuren 1—5 auf Taf XIII, von denen 1—4 Radialreihen aus dem Verdickungsringe von Dracaena Draco, 5 eine solche von Yucca I darstellen.

Nehmen wir zunächst Fig. 3. Die Zellen resp. Zellenpaare 1—18 sind offenbar aus einer Zelle A hervorgegangen, indem diese sich durch Wand I radial theilte. Aus den beiden dadurch gebildeten Segmenten sind dann durch zahlreiche tangentiale Theilungen die

---

1) Es wurde bei diesen Untersuchungen unter anderen von einer Species von Yucca der oberirdische Stamm und der unterirdische, knollenförmige Ausläufer treibende Wurzelstock benutzt, welche wir zum Unterschiede von einander mit Yucca I und Yucca II bezeichnen wollen. In dem Wurzelstock waren im Gegensatze zum Stamm die Theilungen im Verdickungsringe ausserordentlich lebhaft. Vergl. auch Anm. 2 auf S. 298—299.

erwähnten Zellen entstanden. Wir haben nun zur weiteren Erklärung dieser Figur zwei Möglichkeiten:

1. Die Zelle A war Initiale. Es müsste dann auch in jeder der Reihen, welche bezw. die Zellen 1 bis 9 und 10 bis 18 umfassen, eine Initiale zu constatiren sein. Eine solche könnte man nur in den Zellen 1 oder 2 resp. 10 oder 11 suchen, weil in diesen die jüngsten Theilungen stattgefunden haben und weil sie selbst durch die jüngsten Wände nach dem Holze hin begrenzt sind, indem nach dem Stamminnern zu die Zellen allmählich älter werden[1]).

2. Die Zelle A war eine zum Holze aus der Initiale abgeschiedene Zelle und diese selbst ist mehr rindenwärts[2]) in dem Zellcomplex B zu suchen.

Nehmen wir den ersten Fall an, seien also z. B. das untere Segment von 2 in der einen und das obere Segment von 11 in der anderen Reihe Initialen, so finden wir auch hier bestätigt, dass die Rindenbildung im Vergleiche zur Holzbildung eine nur spärliche ist, indem dann die Initiale 2 für das Holz mindestens 4 Segmente gebildet hat, nämlich 3, 4, (5 + 6 + 7), (8 + 9), wenn, was vielleicht der Fall ist, 5, 6, 7 einerseits und 8, 9 andererseits aus je einer Zelle entstanden sind. Die Rinde dagegen hätte dann einen Zuwachs von nur 2 Segmenten erfahren und zwar unter Annahme des für sie günstigsten Falles. Aehnlich sind die Verhältnisse in der Reihe der Zellen 10—18.

Im zweiten Falle dagegen, wo die Initiale innerhalb des Zellcomplexes B angenommen werden soll, sehen wir, dass die beiden seitlichen Hälften ihres Segmentes A sich selbst vielfach getheilt haben. Wir haben also den Satz: Die zum Holze aus der Initiale abgeschiedenen Zellen sind begrenzt, aber vielfach theilungsfähig.

1) Es seien hier einige Bemerkungen über die Beurtheilung des relativen Alters der Zellwände gemacht. Mein Hauptaugenmerk richtete ich dabei immer auf die Configuration der Ansatzstelle, indem die stärkere Abrundung einer Tochterwand gegen ihre Mutterwand im Vergleich zu einer anderen Tochterwand mir stets das Anzeichen eines höheren Alters war (vergl. die Bemerkungen von Sanio und Krabbe l. c. p. 51 resp. 84), und darauf, ob die Mutterwand nach der Tochterwand hin eingebogen war, also von der Tochterwand aus gesehen einen überstumpfen Winkel bildete. Die Wanddicke wurde stets erst in zweiter Linie berücksichtigt; denn schief geschnittene Wände können in dieser Beziehung leicht zu Irrthümern führen.

2) Betreffs der Orientirung dieser und der übrigen hierher gehörigen Figuren vergl. man die Figuren-Erklärung.



Welche von den beiden Möglichkeiten die meiste Wahrscheinlichkeit für sich hat, mag hier unerörtert bleiben; wir werden darauf noch zurückkommen. Es ist zunächst auch ganz gleichgültig, welche der beiden Erklärungen von Fig. 3 wir annehmen wollen; es kam mir nur darauf an, auf das aus beiden folgende hinzuweisen, welches im Einzelnen durch die Figuren 1, 2, 4 und 5 erwiesen wird. In der Fig. 5 z. B. ist die Zelle A sicher nicht Initiale gewesen; eine Initiale ist nur in dem zwischen A und der Rinde gelegenen Complex zu suchen. Demnach haben wir hier sogleich den oben aus 2. folgenden Satz wieder.

Noch charakteristischer in dieser Beziehung ist Fig. 2. Hier müssen zunächst die sämmtlichen Zellen 10 auf ein Segment der jetzt vielleicht unter den Zellen 5 zu suchenden Initiale zurückgeführt werden, ebenso vielleicht die Zellen 7, 8 und 9, und endlich sicher die sämmtlichen Zellen 6. Die ursprüngliche Zelle 6 hat sich vor nicht allzu langer Zeit einmal radial getheilt und ihre seitlichen Segmente sind selbst noch in lebhafter Theilung begriffen. Initiale könnte wohl nur 5 sein. — Auch hier finden wir demnach Satz 2 bestätigt, zumal wenn wir bedenken, dass die Doppelreihe der Zellen 10 nicht in ihrer vollen Ausdehnung gezeichnet ist.

Ebendasselbe ergiebt sich aus Fig. 1. Hier wäre wohl eine der Zellen 4 oder 5 als Initiale anzusprechen. Die Zelle 6 ist durch Wand I in zwei seitliche Segmente zerlegt worden, die sich in der bekannten Weise weiter getheilt haben; möglicherweise sind die Zellen 7—10 aus einer einzigen hervorgegangen; die dargestellten Zellen 11 sind die Anfangsglieder einer langen Doppelreihe, deren sämmtliche Elemente aus einer Zelle 11 entstanden sind.

Interessanter, weil verwickelter, ist der Fall der Fig. 4. Die einzige Möglichkeit, dieselbe unter Zugrundelegung einer Initiale zu erklären, ist folgende: Die sämmtlichen Zellen der übrigens nicht in ihrer vollen Länge gezeichneten Reihen A und B[1]) rühren von einer einzigen Zelle her, die wir J nennen wollen. Die Wände I waren ursprünglich eine einzige tangential verlaufende Wand, welche diese Zelle nach der Rinde zu begrenzte. Die Theilungsvorgänge in dieser Zelle, welche, eingeleitet durch Wand V zur Bildung der

1) Wenn man in der Reihe A um 11 Zellen nach innen rückte, so stiess man auf ein Gefässbündel.

Reihen A, B und durch Wand VI zur Bildung der Reihen C, D führten, aus einer einzigen Zelle, die als i bezeichnet sei, sind analog den schon mehrfach geschilderten und können aus der Figur abgelesen werden. Der Zellcomplex E ist entstanden, indem zunächst Wand II sich bildete; ihr folgte Wand III und dieser etwa gleichzeitig die Wände IV und VII. Nun ist es nicht wahrscheinlich, dass irgendwo im Zellcomplex E eine Initiale vorhanden ist; dagegen sprechen die daselbst stattgehabten völlig unregelmässigen intercalaren Theilungen. Die Initiale etwa weiter nach der Rinde hin zu suchen ist erst gar nicht möglich. Also bleibt nur übrig anzunehmen, dass die Zelle J Initiale war, nachher in der Reihe B die Zelle i, und dass jetzt in einer der Reihen A, C, D je eine Zelle als Initiale functionirt, etwa eine der Zellen a—f. Denn weiter als z. B. a oder b nach dem Holze zu können die Initialen in A deshalb nicht gelegen sein, weil die allmähliche Zunahme des Alters der Wände 1 bis 7 in der Richtung von 1 nach 7 dem widersprechen würde. Eine möglicherweise noch andere Lage der Initialen in A, C, D wird weiter unten berücksichtigt werden.

Hier haben wir also Folgendes: Die Initiale i hat die sämmtlichen Zellen der Reihe B zum Holze abgeschieden und keine einzige zur Rinde. In der Reihe A ist, wenn b Initiale ist, nur eine Rindenzelle gebildet worden gegenüber den zahlreichen Holzzellen.

Suchen wir endlich die Initiale innerhalb des Zellcomplexes E, so haben wir einmal den Schluss, dass in der Initiale — E war dann ursprünglich Initiale — Theilungen stattgefunden haben, die dem Charakter einer solchen nicht entsprechen. Sodann aber hat das Segment J sich so oft getheilt, und ein Ende seiner Theilungen ist nicht abzusehen, dass die Initiale zeitweise ganz aufgehört haben muss zu functioniren, jedenfalls aber in ihrer Function vollständig hinter der ihres Segmentes zurückgetreten ist.

Bei der Erklärung der Figuren 6 und 7 auf Taf. XIII und 8 auf Taf. XIV kann ich mich nach dem Obigen kürzer fassen. Die in Fig. 8 dargestellte Reihe war ursprünglich einfach, wie Zelle J beweist, welche sich erst vor kurzer Zeit radial getheilt hat, nach vorheriger Abgabe der Zelle A zum Holze und der Zelle B zur Rinde. Die einzige als Initiale mögliche Zelle ist J. Aus A und B sind die in der Figur nicht in ihrer ganzen Länge dargestellten Doppelreihen A

und B hervorgegangen. Aehnlich ist Fig. 6 zu verstehen. Auch hier hatten wir ursprünglich eine einfache Zellreihe. Initiale kann nur sein entweder i oder i^1; die Doppelreihen A und B verdanken je einer Zelle ihren Ursprung. Zum Unterschiede von Fig. 8 hat sich hier die Initiale $(i + i^1)$ noch einmal tangential getheilt und dann erst zugleich mit dem abgeschiedenen Segmente radial. Uebrigens ist die Bildung des Zellcomplexes B ganz analog der der Reihen A und B mit den secundären Reihen C und D in Fig. 4. Die weiter oben mit i bezeichnete Mutterzelle dieser letzteren findet ihr Analogon in der Zelle a der Fig. 6. — Die Zellcomplexe B in Fig. 8 und A in Fig. 6 beweisen uns, dass nicht nur die Holzsegmente die Fähigkeit haben, sich vielfach zu theilen, sondern auch die Rindensegmente. Den in dieser Hinsicht interessantesten Fall stellt Fig. 7 dar. Von der Reihe B sind 5 Zellen nicht gezeichnet. Diese und die Nachbarreihe sind in der schon mehrfach geschilderten Weise aus einer Zelle A entstanden, deren nach dem Holze zugekehrte Wand aus den jetzt als getrennte Wände erscheinenden Stücken 1 und 2 gebildet war. Für die Wahl einer Initiale haben wir zwei Möglichkeiten:

1. Die Initiale liegt im Zellcomplex D; ein Segment von f wäre dann wohl mit der grössten Wahrscheinlichkeit als solche anzusprechen, und zwar jedenfalls das dem Holze zugekehrte Segment; dann wäre das andere eine Rindenzelle und die sämmtlichen Zellen der Reihen B und C ebenfalls.

2. Die Zelle A war Initiale und jetzt fungiren an ihrer Stelle je eine der Zellen a und b einerseits und c—e andererseits, vielleicht b und d.

Die erstere Annahme bestätigt unsere bisherigen Erfahrungen über die Theilungsfähigkeit der von der Initiale abgeschiedenen Zellen in vollem Umfange. Die zweite aber führt zu dem sonderbaren Ergebniss, dass die Initiale hier von einem gewissen Zeitpunkte an fast nur Rinde und wenig Holz gebildet haben kann, was doch dem sonstigen Verhalten der Initialen vollständig widerspricht. Die zweite Annahme scheint mir daher nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich zu haben und ich möchte in Fig. 7 eine Initiale nur im Zellcomplex D suchen.

Bisher haben wir nun die einzelnen Radialreihen für sich

betrachtet und unter Zugrundelegung von Initialen die Theilungsvorgänge in denselben verfolgt. Dabei sind wir zu dem Schlusse gekommen, dass die Segmente der angenommenen Initialen selbst begrenzt, aber vielfach theilungsfähig sind, ohne dass bei ihren Theilungen ein erkennbares Gesetz befolgt wird, und zwar können dieselben so zahlreich sein, dass die Initiale in ihrer Function als grundlegende Zelle des Wachsthums völlig zurücktritt. — Einer derartigen Gesetzmässigkeit, wie sie Sanio und Krabbe für die Laub- und Nadelhölzer nachgewiesen haben, unterliegen hier die Theilungen im Verdickungsringe nicht.

II. Jetzt wollen wir einen Schritt weiter gehen und uns fragen, wie es mit der gegenseitigen Lage der Initialen bestellt ist, ob sie auch hier, wie bei den Laub- und Nadelhölzern, einen Ring bilden.

Ehe wir aber darauf eingehen können, muss noch eine Zwischenbemerkung gemacht werden. — Eine Zelle, in welcher eine Gefässbündelanlage auftritt, kann, wenigstens wenn wir an dem Begriff einer Initiale als einer während des ganzen Dickenwachsthums den Theilungen im Verdickungsringe zu Grunde liegenden Zelle festhalten, niemals als solche functionirt haben. Ausserdem lehrt die Erfahrung, wie nachher auf S. 324 ausgeführt werden wird, dass die einer solchen Anlage zunächst rindenwärts vorgelagerte Zelle meistentheils in engere Beziehung zu der Anlage bezw. dem fertigen Gefässbündel tritt, so dass ihr ebenfalls die Eigenschaft einer Initiale abgesprochen werden muss. So können wir z. B. mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass in Fig. 10 auf Taf. XIV nicht nur, was ja selbstverständlich, die Zelle G mit der Gefässbündelanlage nicht Initiale ist, sondern dass es auch die Zelle 3 nicht sein kann. Es bedarf wohl kaum einer Erwähnung, dass die Initiale hier nur unter den Zellen 4 und 5 gesucht werden kann, nicht etwa unter den Zellen 1 und 2. Ueberhaupt muss in einer Radialreihe, in der ein Gefässbündel angelegt wird, die Initiale, wenn sie vorhanden, zwischen dieser Anlage und der Rinde zu finden sein, weil andernfalls das Gefässbündel allmählich nach aussen in die Rinde gerückt werden würde. — Endlich ist hier, wo doch eine nur spärliche Rindenbildung stattfindet, die Wahrscheinlichkeit, dass die Initiale in dem nach der Rinde zugekehrten Theile des Verdickungs-

ringes liegt, grösser, als dass sie etwa an der Grenze des Holzes zu finden ist. Erstreckt sich z. B. die Zone der lebhaften Theilungen über 6 Zellen hin, welche vom Stamminnern aus gerechnet die Nummern 1—6 tragen, so wird man die Initiale eher in 5 oder 6 als in 1—4 zu suchen haben.

Mit diesen Erfahrungen wollen wir zur ersten Erklärung von Fig. 7 zurückkehren. Wie in Fig. 4 die Pfeile 1 und 2[1]), so giebt hier die Theilungswand der Zelle f die Richtung an, in welcher wir zu gehen haben, um in einer der Nachbarreihen auf die nach der Rinde zu gelegene tangentiale Seitenwand einer Zelle zu stossen, in welcher die Anlage eines Gefässbündels erfolgt ist. Wenn wir nun die oben gemachte Bemerkung von der einer Anlage rindenwärts vorgelagerten Zelle berücksichtigen und daran denken, welche Zelle wir in der dargestellten Reihe als muthmaassliche Initiale bestimmt haben, so gilt sofort der Schluss, dass die Initialen an dieser Stelle nicht aneinander stossen können.

Dasselbe sehen wir an Fig. 4 auf Taf. XIII. Für die Reihe A dieser Figur hatten wir a oder b als Initiale festgestellt, während wir für C und D uns noch nicht entschieden hatten. Es ist aber geradezu unmöglich, etwa g und h als Initialen anzunehmen; denn sonst hätte ja in A ein contrifugales, in C und D ein centripetales Wachsthum stattgefunden. Wenn wir also nicht zu Unmöglichkeiten und nicht von vornherein zu dem Schlusse gelangen wollen, dass die Initialen keinen „Ring" bilden, so bleiben uns als Initialen nur die Zellen b, c, f übrig. Alsdann aber lehrt die Lage der durch die Pfeile angedeuteten Gefässbündelanlagen 1 und 2 — letztere war nur um eine Zellbreite von der gezeichneten Reihe entfernt —, dass jener Schluss dennoch mit Nothwendigkeit sich ergiebt. Dasselbe liesse sich auch an den meisten anderen der besprochenen Figuren zeigen und folgt z. B. aus der ersten Annahme, die wir bei Fig. 3 machten. Indessen mögen die beiden angeführten Beispiele für diese Art der Betrachtung genügen, und wir wollen uns zu den Figuren 9 und 10 wenden, welche uns die gegenseitige Lage einiger Initialen in situ vorführen werden.

Zunächst Fig. 9. G bedeutet die Anlage eines Gefässbündels. In der Reihe 5, 6, 7 sei 5 Initiale. Angenommen ferner, die Zellen 1, 2, 3, 4 bilden mit G eine Radialreihe. In derselben ist 3 nach

1) Man vergl. die Figuren-Erklärung.

den obigen Bemerkungen nicht Initiale; es bleibt hier nur übrig, die Initiale in einem der Segmente von (1 + 2) vielleicht in dem unteren, in 2 zu suchen. Wir finden somit zunächst die oben gemachte Bemerkung über die mangelhafte Rindenbildung bestätigt; denn eine der Zellen 29—31 ist unmöglich aus (1 + 2) entstanden. Es sind dies vielmehr Zellen der primären Rinde und es wäre demnach höchstens das obere Segment von (1 + 2) während der ganzen Periode des secundären Dickenwachsthums zur Rinde abgeschieden. — Nun ist es möglich, dass die Zelle G infolge der in ihr stattgefundenen Bildung einer Gefässbündelanlage etwas an radialer Breite zugenommen und dadurch der Zelle (9 + 10) die in der Figur angegebene Form ertheilt hat. In der betreffenden Reihe wäre dann vielleicht ein Segment von 8 als Initiale zu bezeichnen; wir wollen, um möglichst den Ring herauszubekommen, das obere nehmen. In der folgenden Reihe, welche die Zellen 11—13 umfasst, scheint mir ihrer radialen Ausdehnung wegen 12 allein den Anspruch auf eine Initiale machen zu können. In den übrigen Reihen können für die Wahl von Initialen nur die Zellen resp. Zellenpaare 14, 17, 20 und 21 in Frage kommen. Vergleichen wir dann die gegenseitige Lage der so construirten Initialen, so sehen wir, dass deren Neigung sich zu einem Ringe zu gruppiren, trotzdem, dass wir einen solchen erhalten wollten, doch eine sehr mangelhafte ist, wie namentlich die Lage der in den 4 ersten Reihen construirten Initialen zeigt.

In Fig. 10 fällt uns zunächst die Lage der Zellen 4, 5, 6, 7, 10, 13 und 14 in's Auge. Für dieselben haben wir zwei Möglichkeiten der Erklärung:

1. Sie sind vor langer Zeit von der Initiale zur Rinde abgeschieden worden und haben sich infolge der Zunahme des Stammumfanges beim Dickenwachsthum so gegen die Radialreihen verschoben, dass sie nun alterniren. Die Theilungen in ihnen sind solche, wie sie ja alle Segmente der Initialen zeigen können. Für diese Erklärung spricht auch die Lage von (4 + 5), welche mit den Elementen 1, 2, G, 3 noch eine ungefähre Reihe bildet, und auch die Lage von (6 + 7).

2. Die Zellen 4—7, 10, 13 und 14 sind überhaupt nicht aus dem Verdickungsringe hervorgegangen, sondern sind Rindenzellen. Die Theilungen in ihnen sind secundärer Natur und haben mit

denen im Verdickungsringe nichts zu thun. Diese zweite Möglichkeit scheint mir aber nicht viel für sich zu haben. Denn einmal müssen wir dann gleich noch die zweite Annahme machen, dass die Rindenzellen, aus denen die in Rede stehenden Zellen hervorgegangen sind, bedeutend an Grösse zugenommen haben, indem die Rindenzellen im Allgemeinen einen viel kleineren Querschnitt besitzen. Ausserdem scheinen mir die Theilungen in ihnen doch etwas zu lebhaft zu sein, um in dieser Weise erklärt werden zu können.

Was nun die möglichen Initialen betrifft, so können sie nach keiner der beiden Erklärungen unter den Zellen 4—7, 10, 13 und 14 gesucht werden. Auf welche der übrigen Zellen indessen unsere Wahl fallen würde, darüber wollen wir uns nicht in weitere Combinationen einlassen. Denn wir sehen unmittelbar, dass an die Construction eines Ringes von Initialen nicht zu denken ist.

Wir können demnach unsere Frage nach der gegenseitigen Lage der Initialen dadurch beantworten, dass wir sagen: **Wenn Initialen vorhanden sind, so können dieselben nicht auf der Peripherie eines Ringes liegen; sie müssen regellos im Verdickungsringe zerstreut angenommen werden.**

III. Wir gehen nunmehr zu einer dritten Frage über, ob **nämlich**, wieder unter der Annahme von Initialen, die **Vermehrung** der **Radialreihen** im Verdickungsringe, welche durch das Dickenwachsthum nothwendig gemacht wird, in **derselben natürlichen Weise** erfolgt, wie bei den **Laub- und Nadelhölzern.**

Wenn dies der Fall wäre, so müsste es möglich sein, Doppelreihen, wie sie in Fig. 3 die Zellen 1—18 bilden, nicht nur im Holze, sondern auch, durch die Zone der lebhaften Theilungen hindurch gehend, in der neu gebildeten Rinde zu finden, und zwar müsste die Länge einer solchen aus einer Zelle entstandenen Doppelreihe in der Rinde zu der im Holze in einem Verhältniss stehen, welches dem oben angegebenen Verhältniss für den Zuwachs der Rinde zu dem des Holzes wenigstens annähernd entspräche. Derartige Doppelreihen giebt es aber nicht. Entweder existiren Doppelreihen zwar im Holze auf längere Strecken, reichen aber nur bis zur Zone der lebhaften Theilungen und gehen nicht durch dieselbe hindurch (vergl. die in Fig. 3 und 4); oder sie sind durch den grössten Theil

der neugebildeten Rinde hindurch zu verfolgen und reichen nur in verhältnissmässig kurzen Strecken in den Holzkörper hinein, so dass, wenn man sie aus der Initiale entstanden sein lässt, die Masse des von der Initiale während einer gewissen Zeit abgeschiedenen Holzes nicht einmal annähernd in dem richtigen Verhältniss steht zu der der Rinde (vergl. die zweite Erklärung zu Fig. 7). Aus einer Zelle hervorgegangene Doppelreihen, welche die verlangten notwendigen Eigenschaften haben, giebt es also nicht, und wir können demnach unsere Frage, ob die Vermehrung der Radialreihen in derselben Weise geschieht, wie bei den Laub- und Nadelhölzern, verneinen; auf welche Weise sie bewirkt wird, das werden wir später sehen.

IV. Unsere bisherigen Betrach[illegible]gen basirten sämmtlic[illegible] auf der Voraussetzung, dass in jeder [illegible]eihe eine Initiale vorhanden sei, welche, unbegrenzt theilungs[illegible] Holz und, wenn auch in geringem Maasse, Rinde bildet. [illegible] der Radialreihe [illegible]ie Stelle zu bestimmen, [illegible] existiren wü[illegible], nur liegen könnte, [illegible] Schlüsse für i[illegible] Thätigkeit und ihre [illegible] ab. Dabei haben wir u[illegible] noch nie danach gefragt, [illegible]tion einer Initiale in de[illegible] angegebenen Sinne [illegible] möglich [illegible] Dies mu[illegible] aber verneint wer[illegible] zahlreiche Bilder, welche unte[illegible] Zugrundelegung einer [illegible] Initiale überhaupt nicht erklärt werden können. Dahin gehört z. [illegible] Fig. 11 [illegible] Taf. XIV. Meiner Meinung nach giebt es keine Mög[illegible]chk[illegible], die in dem daselbst dargestellten, bei Yucca II beobachteten Falle stattgehabten Theilungen zu erklären, wenn man an Initialen in dem oben ausgesprochenen Sinne festhalten will. Ein ebensolches Bild völlig regelloser Theilungen, nur in grösserem Maassstabe, gewährt uns Fig. 13 auf Taf. XIV, welche einen Theil des Verdickungsringes von Cordyline (= Dracaena) indivisa darstellt. Derartige Initialen, wie bei den Laub- und Nadelhölzern, existiren hier jedenfalls nicht, ebenso wenig wie in Fig. 12 auf Taf. XIV (ein Querschnitt aus dem Verdickungsringe von Dracaena Draco), wo die gebrochene Linie l mitten durch die Zone der lebhaften Theilungen hindurch geht[1]).

1) Man vergleiche auch die unregelmässige Gestaltung der Radialreihen in Fig. 14, Taf. XIV, einem Querschnitt aus dem Verdickungsringe von Aloë soccotrina.

Auf den ersten Blick scheint somit die Annahme von zweierlei Initialen viel für sich zu haben. Bei näherer Prüfung erweist sich indessen auch diese als unhaltbar.

Wenn wir vorhin bei Zurückführung der Theilungen auf je eine Initiale in jeder Radialreihe zu dem Schlusse kamen, dass die Initialen nicht auf der Peripherie eines Kreises liegen könnten, so sehen wir uns jetzt gezwungen anzunehmen, dass oftmals die Rinden-Initiale einer Radialreihe weiter nach dem Stamminnern zu gelegen sein muss, als die Holzinitiale der benachbarten Reihe. Wir gerathen also in dieselbe Schwierigkeit wie vorhin, indem wir auch hier fortwährende Verschiebungen der Radialreihen gegen einander stattfinden lassen müssen.

Dieser Umstand macht die Hypothese von den zweierlei Initialen zum mindesten unwahrschein[illegible] unmöglich macht sie die Thatsache, dass oft in den Zellen, [illegible]ein Initialen sein könnten, Gefässbündel angelegt we[illegible] werden also auch diese Hypothese fallen lassen [illegible] überhaupt.

VIII. Es fragt si[illegible] Weise dann das Dickenwachsthum erfolgt, wenn nicht [illegible] im Verdickungsringe Initialen zu Grunde gelegt [illegible]. Diese Frage wird in den folgenden Erörterungen [illegible] finden. — An der Grenze von Holzkörper und Rinde [illegible] sich die Zellen vielfach tangential. Ihre Theilungsfähigkeit ist, wenn auch begrenzt, so doch sehr gross und gross genug, [illegible] wirkliche Radialreihen zu erzeugen. Dabei wird kein anderes Gesetz befolgt, als das in der Natur der Sache liegende, dass nämlich nach dem Stamminnern zu die Theilungswände im Grossen und Ganzen an Alter zunehmen.

Aus einer Zelle geht also durch vielfache tangentiale Theilungen eine gewisse Anzahl anderer hervor. Das sieht man z. B. an dem Zellcomplex A in Fig. 3, Taf. XIII, an dem aus den Reihen A und B gebildeten in Fig. 4, Taf. XIII etc. Die Zellengruppen (6—12), (13—16) und (17—20) in Fig. 14, Taf. XIV bilden offenbar solche noch im Werden begriffene Zellcomplexe.

Von denjenigen Zellen, aus welchen eine derartige Zellgruppe entsteht, können wir natürlich nicht als von Initialen reden, wenigstens nicht in dem üblichen, oben angegebenen Sinne. Wenn wir aber den Begriff einer Mutterzelle einführen, als einer Zelle, aus der

durch beliebige Theilungen eine gewisse Anzahl anderer Zellen entstehen kann, so können wir die in Rede stehenden Zellen als Mutterzellen bezeichnen. Natürlich ist hier der Begriff Mutterzelle in einem anderen Sinne zu verstehen, als in der Zusammensetzung „Cambiummutterzelle“ (= Initiale).

Jetzt entsteht die Frage, woher die Mutterzellen stammen. — Es wird gut sein, ehe wir dies an einem concreten Falle besprechen, uns ein theoretisches Beispiel vorzuführen. Angenommen wir haben eine Radialreihe von 6 Zellen, welche in der Richtung von innen nach aussen die Nummern 1 bis 6 führen. Während nun 1 und 2 nach einander in die Function einer Mutterzelle eintreten, finden in den anderen Zellen hier und da spärliche tangentiale Theilungen statt, welche für den stattgehabten Verbrauch an Mutterzellen wieder Ersatz schaffen, ja sogar vielleicht mehr als dies thun. Der erzeugte Ueberschuss, sowie überhaupt die äusseren Zellen einer solchen Reihe, werden allmählich zu Rindenzellen.

Dieses theoretische Beispiel p[illegible]stens was die Zahlenverhältnisse anbetrifft, etwa auf Dr[illegible] und Yucca II. In Fig. 1 z. B. hat die Mutterzelle 6 gerade angefangen zu functioniren, die Zellen 2—5 sind Mutterzellen, [illegible] noch nicht in Thätigkeit sind, die Zelle 1 ist wahrscheinlich zur Rinde abgeschieden. Aehnlich sind die Verhältnisse in Fig. 2, 3 und 4 und bedürfen daher wohl keiner weiteren Erklärung. In Fig. 10 bilden die Zellen 4—6, 10, 13 und 14 die Zone, in der die Mutterzellen erzeugt werden; für das Alterniren derselben mit den Radialreihen möchte ich an die auf S. 311 unter 1. gegebene Erklärung erinnern.

Wie wird nun die Vermehrung der Radialreihen im Verdickungsringe bewirkt, oder, wie wir vielleicht besser sagen, wie geschieht im Verdickungsringe das in tangentialer Richtung nothwendige Wachsthum? — Betrachten wir Fig. 4, Taf. XIII. Die Bildung der Reihen A, C und D bedeutet für die betreffende Stelle einen gewissen tangentialen Zuwachs. Ferner ist klar, wenn die im Zellcomplex E durch die daselbst stattgehabten, jedenfalls noch nicht zum Abschluss gekommenen Theilungen erzeugten Zellen, in die Function von Mutterzellen eintreten, dass auch dadurch ein Wachsthum in tangentialer Richtung bewirkt wird. Endlich haben sich die Zellen F (wahrscheinlich noch nicht functionirende Mutterzellen) radial getheilt.

Das tangentiale Wachsthum einer Radialreihe wird also durch zahlreiche theils radiale, theils völlig unregelmässige Theilungen bewerkstelligt; eine einzige radiale Theilung ist auch nicht ausreichend; denn wir haben ja keine Initialen. Doppelreihen, die im Holze und in der Rinde verlaufen und aus einer einzigen Zelle entstanden sind, giebt es daher nicht, sondern entweder verlaufen Doppelreihen nur im Holze oder nur in der Rinde, oder sie sind nicht aus einer Zelle hervorgegangen, wenn man sie auf beiden Seiten der Zone der lebhaften Theilungen verfolgen kann. Fälle der letzteren Art zeigen ausser Fig. 4, Taf. XIII die Figuren 6 auf Tafel XIII und 8 auf Taf. XIV. Man vergleiche auch Fig. 2, Taf. XIII und Fig. 14, Taf. XIV. Lässt man in letzterer aus den Segmenten der Zelle 21 durch zahlreiche tangentiale Theilungen Radialreihen hervorgehen, so erhält man Bilder, wie sie die rechte Seite der Figur — z. B. die mit den Zellen 22 und 23 beginnenden Radialreihen darbieten und welche man doch mit Hülfe von Initialen schwer erklären könnte. Auch die Bilder, welche Fig. 1, Taf. XIII und Fig. 13, Taf. XIV zeigen, dürften wohl klar sein, wenn man z. B. bei letzterer bedenkt, dass etwa die Region der Zellen 1—7 die der Mutterzellen ist.

Es bleibt uns jetzt zur völligen Erledigung der im Verdickungsringe sich abspielenden Vorgänge nur noch eine Frage übrig, nämlich die, ob überhaupt beim secundären Dickenwachsthum Rindenzellen erzeugt werden, ob wir also hier, wie bei den Laub- und Nadelhölzern von einer secundären Rinde im Gegensatze zur primären sprechen können. Die Antwort auf diese Frage wurde oben schon angedeutet: Es kann unter Umständen Rindenbildung stattfinden, aber in jedem Falle in nur sehr spärlichem Maasse. Dieselbe hat dann ihren Ursprung in vermehrten Theilungen im Gebiete der noch nicht functionirenden Mutterzellen und ist, wie mir scheint, nicht etwa von der Species abhängig, sondern kann in einer und derselben Pflanze an einer Stelle auftreten, an einer anderen nicht. So fand ich z. B. bei Aloë soccotrina nach der Stammspitze zu keine Rindenbildung; am unteren Ende des Stammes dagegen, wo der Verdickungsring sich schon lange in Thätigkeit befand, war offenbar, wenn auch verschwindend gegenüber der Masse des Holzkörpers, die Bildung einer secundären Rinde erfolgt. Auch bei Dracaena Draco und Yucca II vermochte ich Rindenbildung zu constatiren. — Die

primäre Rinde, das mag hier bemerkt werden, genügt den Anforderungen des Dickenwachsthums durch zahlreiche in ihr stattfindende Theilungen, die theils unregelmässig, theils nach voraufgegangener tangentialer Streckung in radialer Richtung erfolgen.

Aus den vorstehenden Erörterungen dürfte hervorgegangen sein, dass wir den Verdickungsring der baumartigen Lilien in 3 Zonen eintheilen können:

1. Die Erzeugungszone der Rinden- und zukünftigen Mutterzellen.

2. Die Zone, in welcher die Mutterzellen functioniren. Hier werden auch die secundären Gefässbündel angelegt.

3. Die Zone der intercalaren Streckungen, welche die in der zweiten Zone gebildeten Zellen erfahren. Hier erfolgt auch die Ausbildung der secundären Gefässbündel. Ueber diese Zone wird noch am Schlusse des III. Capitels die Rede sein.

Capitel III.

Die Entwickelungsgeschichte der secundären Gefässbündel.

Historisch-kritische Einleitung.

Von denjenigen Elementen im pflanzlichen Gewebe, die wir als specifisch mechanische bezeichnen, welche ausgezeichnet sind durch punkt- oder spaltenförmige und dann linksschiefe Poren, wissen wir, dass sie aus einer einzigen Zelle entstehen, also Zellenqualität besitzen. Wenigstens ist bis jetzt kein Fall bekannt geworden, in welchem sich eine Bast- oder Libriformzelle als das Product der Verschmelzung mehrerer übereinander stehender Zellen ergeben hätte. Es wäre ja auch unvortheilhaft, ein Gewebe-Element, welches der Festigkeit dienen soll, aus mehreren Stücken zusammen zu setzen; vielmehr darf ein solches, um mechanisch rationell gebaut zu sein, nur aus einem einzigen Stück bestehen.

Bei den Coniferen ist kein specifisch mechanisches Element vorhanden. Dasselbe ist hier ersetzt durch die Tracheiden, welche

ihren mechanisch rationellen Bau dadurch bekunden, dass sie, wie unschwer nachzuweisen ist, aus einer einzigen Zelle hervorgehen, indem diese sich an beiden Enden zuspitzt und verlängert. Ausgezeichnet sind sie durch behöfte Poren mit, wenn spaltenförmiger, alsdann linksschiefer Eingangsöffnung.

Die baumartigen Lilien besitzen ihr mechanisches Element ebenfalls in Form von Tracheiden, die, wie erwähnt, den Hauptbestandtheil der secundären Gefässbündel ausmachen. Ihrem allgemeinen anatomischen Bau, sowie ihrer wasserleitenden Function nach stimmen diese Tracheiden mit denen bei Pinus vollkommen überein; es findet sich auch hier wieder das merkwürdige Charakteristikum der behöften Poren mit linksschiefer, spaltenförmiger Eingangsöffnung.

Demgemäss und in Rücksicht auf ihre mechanische Bedeutung trug man früher kein Bedenken, sie auch entwickelungsgeschichtlich mit den Coniferen-Tracheiden zu identificiren, wobei man indessen ausser Acht liess, dass die gleiche Function pflanzlicher Gewebe nicht nothwendig die gleiche Entwickelungsgeschichte derselben bedingt, wie ja die bekannten Beispiele von den Milchröhren und der mehrschichtigen Epidermis beweisen. Man glaubte aber aus der mikroskopischen Beobachtung keinerlei Thatsachen gewinnen zu können, welche zu einer anderen Auffassung berechtigten.

So sagt z. B. Nägeli[1]), indem er von der Ausbildung der secundären Gefässstränge bei Calodracon (= Aletris) Jacquini spricht, dass „dabei ein beträchtliches Längenwachsthum der Zellen erfolge, indem sie sich aneinander vorbeischieben“, und dass die Zellen, „wenn sie sich in Gefässe[2]) umwandeln, sich bedeutend ausdehnen“. Ebenso ist die Aeusserung de Bary's[3]) zu verstehen, dass „bei der Ausbildung der secundären Gefässbündel Streckungen der Elemente auf ein Vielfaches der Cambiumzellenlänge stattfinden“. Genauere Untersuchungen liegen indessen meines Wissens diesen Meinungen nicht zu Grunde.

Der erste, der sich auf eine nähere Prüfung der fraglichen Verhältnisse einliess, war Krabbe[4]). Zwar fasste derselbe die Möglich-

---

1) Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, p. 20.
2) Unter „Gefässen“ sind hier die Tracheiden zu verstehen.
3) Vergleichende Anatomie, p. 613.
4) Das gleitende Wachsthum bei d. Gewebebildung der Gefässpflanzen, p. 55 ff.

keit einer auf Zellverschmelzung beruhenden Tracheiden-Bildung bei Dracaena, Yucca und Aloë auch in's Auge; allein die mikroskopische Untersuchung gewährte ihm keinerlei Anhaltspunkte für eine solche Möglichkeit. Im Uebrigen ist ja die Entwickelungsweise der Tracheiden für Krabbe insofern von untergeordneter Bedeutung, als seine Darlegungen betreffs des gleitenden Wachsthums, wie leicht einzusehen ist, kaum wesentliche Einschränkungen erfahren, mögen nun die Tracheiden durch Auswachsen bestimmter Zellen, oder durch Verschmelzen solcher entstehen. Denn die gegenseitigen, auf Wachsthum beruhenden Verschiebungen der Gefässbündelemente, sowie das gleitende Wachsthum zwischen dem ganzen Gefässbündel und seiner parenchymatischen Umgebung bleiben auch dann in der von Krabbe geschilderten Weise bestehen, wenn die Tracheidenbildung durch Zellfusionen zu Stande kommen sollte. Bei der letzteren Entstehungsweise der Tracheiden würde das gleitende Wachsthum allerdings nur auf einer Vergrösserung der Gefässbündelelemente auf dem Querschnitte beruhen.

Fast unmittelbar nach dem Erscheinen der Krabbe'schen Arbeit trat nun Kny[1]) für diese letztere Entstehungsweise der Tracheiden ein. Er behauptete also, dass dieselben aus einer Anzahl übereinander stehender Zellen durch Resorption der Querwände hervorgehen. Da aber, wie weiter unten auseinandergesetzt werden wird, gerade diejenigen mikroskopischen Bilder, welche den Ausgangspunkt seiner Schlussfolgerungen bilden, auf sehr verschiedene Weise gedeutet werden können, so hielt ich durch Kny's Arbeit die Ansicht Krabbe's noch keineswegs endgültig widerlegt. Nach meiner Meinung hat auch eine in jüngster Zeit erschienene Abhandlung in schwedischer Sprache[2]) zu einer Entscheidung über den fraglichen Punkt nichts beizutragen vermocht, trotzdem dass die Verfasserin zu dem Schlusse gelangt, sie habe einen „synnerligen tydligt bevis för Knys asigt“ erbracht.

Daher hielt ich eine nochmalige genauere Prüfung der obwaltenden Verhältnisse für angebracht. Bei meinen Untersuchungen, deren Ergebnisse ich im Folgenden mittheilen möchte, wurde ich auf eine

1) „Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Tracheiden“ etc.

2) „Om Utvecklingen af de Secundära Kärlknippena hos Dracaena och Yucca“ af Hedvig Lovén. Meddelanden från Stockholms Högskola, Nr. 62, 1887.

Anzahl von Thatsachen aufmerksam, welche beweisen, dass die Kny'sche Deutung der mikroskopischen Bilder unrichtig ist, und welche die ursprüngliche Meinung, dass die Tracheiden durch Auswachsen einer Zelle entstehen, als die einzig haltbare hinstellen.

Die sämmtlichen Untersuchungen wurden zunächst an einer und derselben Species von Yucca völlig durchgeführt. Sie gliedern sich naturgemäss in drei verschiedene Gruppen, in solche an Querschnitten, in solche an Längsschnitten und in solche, denen Macerationen zu Grunde liegen. — In dieser Reihenfolge mögen auch ihre Ergebnisse mitgetheilt werden.

A) Untersuchungen an Querschnitten.

In der Regel beginnt die Differenzirung der secundären Gefässbündel an der Grenze der Theilungszone und der Zone der intercalaren Streckungen, oft aber auch gänzlich innerhalb der ersteren. Sie macht sich bemerkbar durch das Auftreten zahlreicher Längswände in einem verhältnissmässig kleinen Gebiete, welches zuerst im Allgemeinen auf eine Zelle beschränkt ist, oder auf zwei Zellen einer und derselben Radialreihe. Im ersteren Falle wird die Differenzirung zumeist eingeleitet durch tangentiale Wände, im zweiten durch radiale, welche durch Hinzunahme von radialen resp. tangentialen Wänden das Bestreben zeigen, gewissermaassen den centralen Theil der Zelle von den Randpartieen abzusondern, was aber meist nicht Bezug hat auf die rindenwärts gelegene Seite der Zelle. In diesem centralen Theil finden dann der Hauptsache nach die weiteren Theilungen statt. Die Randpartieen theilen sich ebenfalls; aus ihnen geht der das Bündel umgebende Kranz von Parenchymzellen hervor, der, wie auf S. 298 erwähnt, nach der Rindenseite nicht geschlossen ist, weshalb er auch in der Anlage nicht geschlossen sein kann. Sehr charakteristisch zeigt z. B. Fig. 19, Taf. XV die Absonderung des Centrums der Bündelanlage von den Rändern; hier ist übrigens offenbar nur eine Zelle an der Entstehung der Anlage betheiligt gewesen, ebenso wie in Fig. 24 auf Taf. XVI. Letztere begann mit der tangentialen Wand 1, welcher die radialen Wände 2 und 3 folgten; in dem dadurch geschaffenen „centralen Theil" folgten einander nach Entstehung der schiefen Wände 4 und 5 zahlreiche Theilungen.

Der erwähnte Kranz von Zellen, welcher das Haupttheilungscentrum nach drei Seiten umgiebt, entsteht nun nicht immer auf die eben geschilderte Weise, besonders dann nicht, wenn von vornherein zwei Zellen an der Bildung des Gefässbündels betheiligt sind. Die Differenzirung geht in diesem Falle zumeist so vor sich: Die nach der Rinde zu gewendete Zelle wird selbst das Centrum der Theilungen; die andere schliesst das Theilungscentrum nach dem Holzkörper hin ab, welcher Abschluss auf den beiden radialen Seiten durch Zuhülfenahme der anstossenden Zellen der Nachbarreihen geschieht, indem diese bisweilen ganz, meist aber nur mit ihren seitlichen Hälften zu der Bündelanlage hinzutreten.

Die beiden geschilderten Fälle stellen gewissermaassen die Extreme für die Möglichkeiten der Entstehung der secundären Gefässbündel dar. Zwischen beiden finden sich zahlreiche Zwischenstufen. Eine solche zeigt z. B. Fig. 22, Taf. XVI, wo die Zellen 1 und 2 aus der Nachbarreihe herrühren; die gestrichelte Linie giebt die Grenze der beiden in Frage kommenden Radialreihen an.

Im weiteren Verlaufe der Differenzirung des Gefässbündels vergrössert sich der Querschnitt desselben allmählich ganz bedeutend. Die Vergrösserung geht zumeist aus von dem Centraltheil; die scharfe Abgrenzung dieses gegen die Randpartien wird minder deutlich, ohne dass die Erkennbarkeit der Randzellen verloren ginge. Man vergleiche z. B. Fig. 21a auf Taf. XVI; die Randzellen 1 bis 15 — vielleicht sind ihrer auch noch mehr — sind immerhin einigermaassen deutlich vom Centrum zu unterscheiden.

Die Vorgänge, welche die Vergrösserung des Querschnittes der Gefässbündel in ihrer Umgebung bedingt, sind von Krabbe[1]) geschildert worden; sie bestehen in einem gleitenden Wachsthum der einzelnen Zellen. Indem ich auf die angegebene Schilderung verweise, kann ich mich wohl begnügen, die betreffenden Verhältnisse an einigen Figuren zur Anschauung zu bringen. Ich habe dabei die Figuren 15 auf Taf. XV und 23 auf Taf. XVI im Auge. In Fig. 23 z. B. hat sich zwischen die Zellen 7 und 8 der aller Wahrscheinlichkeit nach ehemals eine Reihe bildenden Zellen 6 bis 9 die gezeichnete Gefässbündelanlage hineingeschoben und die Reihe an dieser

1) „Das gleitende Wachsthum" etc., p. 62.



Stelle schliesslich gewissermaassen auseinander gerissen. In Fig. 15 rühren die Zellen 1 bis 12 von vier verschiedenen Radialreihen her. Dabei ist der Versuch gemacht worden, die ursprünglichen Radialreihen zu reconstruiren. Die den Zellen-Nummern angehängten Indices sollen die ehemalige Zusammengehörigkeit andeuten. — Allgemein gehen diese Verschiebungen so vor sich, dass die von einander getrennten Zellen einer dem Gefässbündel unmittelbar benachbarten Radialreihe zwischen die Elemente der nächsten benachbarten Radialreihe gedrängt werden etc.

Mit diesen nothwendigen Verschiebungen scheint es zusammen zu hängen, dass die in radialer Richtung die Bündelanlage begrenzenden Zellen, besonders die rindenwärts gelegene, sich fast stets durch eine Radialwand theilen, wodurch offenbar den nothwendigen Veränderungen in den Lagerungsverhältnissen der einzelnen Zellen Vorschub geleistet wird. Ihre Segmente theilen sich bisweilen auch noch tangential. So sind z. B. in Fig. 25 auf Taf. XVI die Zellen 3, 4, 5, 6 einerseits und vielleicht 7 und 8 andererseits auf diese Weise entstanden. Fig. 20 zeigt ebenfalls eine derartige radiale Theilung in der Zelle (1 + 2) und Fig. 23 eine solche in (4 + 5). In derselben Figur hat sich die Zelle (1 + 2 + 3) einmal radial und sodann (1 + 2) einmal tangential getheilt; in Fig. 21a vergleiche man die Zelle (a + b).

Oftmals passirt es auch, dass Theile der so entstandenen Zellen zum Gefässbündel hinzu genommen werden, wie ein Blick auf die Zelle B in Fig. 21b zeigt. Die Gefässbündelanlage ist hier nicht gezeichnet, da Fig. 21a dieselbe auf einem tieferen Schnitt darstellt; der Zelle B von 21b entspricht, wenigstens was ihre Lage anbetrifft, die Zelle A in 21a.

Durch diese Bemerkungen ist wohl das, was weiter oben (S. 309) über die einer Gefässbündelanlage rindenwärts vorgelagerte Zelle gesagt wurde, gerechtfertigt.

Es verdient vielleicht noch bemerkt zu werden, dass da, wo in zwei benachbarten Radialreihen je ein Theilungscentrum sichtbar ist, eine Gefässbündelvereinigung angelegt wird. Fig. 23 auf Taf. XVI stellt z. B. eine aus zwei Radialreihen hervorgegangene Gefässbündelanlage dar. Auf dem vorhergehenden und dem folgenden Querschnitt erwies sich diese Anlage als aus zwei völlig getrennten

bestehend. Wir haben es somit in der Figur mit einer Anastomose zu thun, was auch die beiden Siebtheile P beweisen, welche sich hier in ebenso charakteristischer Weise von dem übrigen Gewebe abheben, wie dies im Verlaufe der Entwickelung der Gefässbündel allgemein geschieht.

Wenn wir uns nun mit unserer Hauptfrage, der Frage nach der Entwickelung der Tracheiden beschäftigen, und aus Betrachtungen an Querschnitten irgend welches entscheidende Moment für die eine oder andere der beiden oben geschilderten Möglichkeiten herleiten wollen, so wird es sich, was die Hauptsache betrifft, immer darum handeln, festzustellen, ob in einer Bündelanlage ebenso viele Elemente durch Theilungen erzeugt werden, als sich nachher in dem fertigen Bündel zeigen. Auf dasselbe etwa kommt es hinaus, wenn wir fragen, ob sämmtliche Elemente des Querschnittes eines fertigen Bündels oder einer Bündelanlage sich als durch Theilungen entstanden erklären lassen.

Wir wollen zunächst diese letztere Frage zu beantworten suchen und werfen einen Blick auf die in Fig. 19 auf Taf. XV dargestellte Gefässbündelanlage, in welcher t eine Tracheide bedeutet. Nun ist offenbar diese Bündelanlage eine noch sehr junge, was die lebhaften in ihr stattfindenden Theilungen beweisen und was sich auch daraus erkennen liess, dass sie in den Nachbarreihen noch keine oder doch nur sehr geringe Verschiebungen hervorgerufen hatte. Die Tracheide t in dieser jungen Bündelanlage ist dagegen bereits fertiggestellt. Es ist daher nicht anzunehmen, dass sie gleichzeitig mit den übrigen hier dargestellten Zellen angelegt wurde; sie muss vielmehr früher entstanden sein als diese, und der Ort ihres Ursprunges muss an einer anderen Stelle im Längsverlaufe der Gefässbündelanlage gesucht werden. Wenn wir nun berücksichtigen, dass, wie Fig. 28 auf Taf. XVI zeigt[1]), die Tracheiden von Yucca im fertigen Zustande sich allmählich von der Mitte nach den Enden hin zuspitzen und ihr Lumen verringern (was ich entgegen der Kny'schen Angabe l. c. p. 270 behaupten kann), dass ferner unsere Tracheide t ein Lumen besitzt, welches der durchschnittlichen Grösse im mittleren

1) Um das Gesammtbild der Tracheide zu erhalten, setze man mit den Enden 1 und 2 die getrennten Stücke aneinander.

Theil einer Tracheide etwa entspricht, so folgt daraus, dass bei der Entstehung derselben ein beträchtliches Längenwachsthum mit im Spiele gewesen sein muss.

Dass dies überhaupt bei der Entwickelung der Tracheiden der Fall sein muss, erkennen wir aus folgender Ueberlegung. Die durchschnittliche Länge der Tracheiden der zu Grunde gelegten Species von Yucca ergab sich als etwa 3 mm, die Höhe einer Zelle des Verdickungsringes als etwa 0,1 mm. Die durchschnittliche Zahl der Tracheiden in einem fertigen Gefässbündel betrug 42. — Nun lässt sich stets auf Querschnitten von Bündelanlagen (es sind solche gemeint, die bis auf die Wandverdickungen in den Tracheiden etwa fertig sind) eine Anzahl von Elementen nachweisen, deren Entstehung an der betreffenden Stelle im Verlaufe des Gefässbündels sicher nicht auf Theilungen zurückgeführt werden kann. Dieselben Elemente lassen sich auch in fertigen Gefässbündeln constatiren und erweisen sich als englumige Tracheiden oder vielmehr als die englumigen Enden von Tracheiden. Nimmt man nun an, die Tracheiden seien Zellfusionen, es seien dabei 29 übereinander liegende Zellen betheiligt, was eine Länge der Tracheiden von 2,9 mm ergiebt, und das fehlende Stück von 0,1 mm werde durch blosse Zuspitzung der beiden Endzellen des 29 Elemente zählenden Zellfadens erzeugt, so dürfte man in jedem Gefässbündel-Querschnitt durchschnittlich nicht mehr als 3 bis 4 solcher zugespitzten Enden finden. Thatsächlich findet man aber bedeutend mehr, oft 8 bis 10 Tracheidenspitzen. Dieser Umstand beweist, dass, wenn wirklich Resorptionen stattfinden, an eine blosse Zuspitzung der Endzellen nicht wohl zu denken ist, dass vielmehr, wie wir schon oben sahen, bei der Entstehung der Tracheiden das Längenwachsthum einen nicht unwesentlichen Beitrag liefern muss. Dafür sprechen auch noch andere Thatsachen.

Man findet z. B. oftmals Tracheiden, welche seitlich aus ihrem Gefässbündel herausgewachsen sind, und solche, die sich an horizontal verlaufende Blattspuren anlegen, und zwar hier nicht einzeln, sondern in ganzen Strängen. Man sieht aber neben den Blattspuren niemals solche Radialtheilungen der Zellen, wie sie sich doch zeigen müssten, wenn die Tracheiden auch im Verlaufe längs jener durch Resorptionen entständen; denn dann müssten ja erst die Zellen, deren Querwände (oder hier eigentlich deren tangentiale Seitenwände)

resorbirt werden, durch Theilungen gebildet werden. Daraus, dass man dergleichen nicht sieht, geht hervor, dass die ganze, oft beträchtliche Länge der neben Blattspuren verlaufenden Theile von Tracheiden durch Wachsthum und nicht durch Resorptionen entstanden ist.

Endlich deutet auch der Umstand, dass man bisweilen auf Querschnitten durch Gefässbündel längsgeschnittene Tracheiden findet, und zwar nicht nur deren zugespitzte Enden, auf ein stattgehabtes Längenwachsthum hin.

Bei dieser Gelegenheit sei auch auf eine Thatsache hingewiesen, die sich aus Fig. 23 auf Taf. XVI ergiebt. Die Radialwand, welche die beiden Reihen I und II trennte, die zur Bildung der Gefässbündelanlage — wie erwähnt einer Anastomose — Zellen lieferten, ist innerhalb der Anlage nur noch in den drei getrennten Stücken a, b, c wahrnehmbar. Die Zellen t_1 und t_2, offenbar Tracheiden, haben jene Radialwand zerstört. Es scheint mir fraglich, ob dies auf Rechnung von Verschiebungen gesetzt werden kann; die Lage beider scheint mir eher darauf hinzudeuten, als seien sie durch stattgehabtes Längenwachsthum in diesen Querschnitt hineingekommen, hätten sich zwischen die Radialreihen geschoben und dadurch die radiale Richtung der diese trennenden Wand gestört.

Ich möchte mich hier gleich von dem Verdachte befreien, als ob ich aus diesen Thatsachen auf das Nichtvorhandensein von Resorptionen schliessen wollte. Vielmehr will ich es an dieser Stelle wenigstens gänzlich dahingestellt sein lassen, auf welche Weise z. B. die in den secundären Bündeln befindlichen Theile der Tracheiden entstanden sind, die an die Blattspuren gewissermaassen herangewachsen sind. Aber ich glaube, selbst unter der Annahme von Resorptionen, bewiesen zu haben, dass das Längenwachsthum bei der Entwickelung der Tracheiden in beträchtlichem Maasse mitspielt. — Kny giebt ja ein Längenwachsthum zu; da, wo er von Yucca spricht, nennt er es gering und in der Zuspitzung der Enden bestehend. Dass das Maass des von uns an den obigen Thatsachen constatirten Längenwachsthums mit diesen Bezeichnungen nicht belegt werden darf, darüber kann ich mich wohl jeder Erörterung enthalten.

Die bisherigen Resultate haben wir aus einzelnen concreten

Thatsachen abgeleitet. Wir wollen nunmehr ohne Rücksicht auf dieselben die Theilungen in den Gefässbündelanlagen genauer verfolgen und sehen, welche Schlüsse sich daraus für unsere Frage ziehen lassen. Bemerkt sei, dass bei den folgenden Betrachtungen von den Randzellen der Gefässbündelanlagen, welche, wie wir sahen, den so benannten Parenchymkranz bilden, abgesehen werden soll; der dem Stamminnern zugewendete Theil heisse schlechthin der innere Theil der Anlage im Gegensatz zu dem äusseren Theil, dem zukünftigen Phloëm.

Es ist eine absolut feststehende Thatsache, dass die letzten Theilungen in den Gefässbündelanlagen da stattfinden, wo in Zukunft das Phloëm liegt. Es werden in einem halbwegs ausgebildeten Bündel niemals in dem inneren Theile neue Zellwände gebildet, während dies unter Umständen im äusseren Theile noch der Fall sein kann. So zeigt z. B. in Fig. 23 auf Taf. XVI die in der Radialreihe I befindliche Anlage, die im Bilde linke Hälfte der Anastomose, Theilungen im künftigen Phloëm, aber keine im Innern. Durch Betrachtung vieler solcher Bilder überzeugt man sich leicht, dass dies immer der Fall ist. Wenn wir also Resorptionen zu Grunde legen und demgemäss annehmen, dass in jedem Querschnitt die Elemente des Gefässbündels wenigstens in überwiegender Mehrheit durch Theilungen entstehen, so sind wir genöthigt, die einzelnen Elemente durch successive, von innen nach aussen vorschreitende Theilungen aus den zur Gefässbündelanlage verwendeten Zellen hervorgehen zu lassen. Wir hätten somit gewissermaassen ein Meristem in jeder Anlage, welches vielleicht in ähnlicher Weise, wie das unseres Verdickungsringes, nach innen die das Gefässbündel bildenden Elemente abscheidet und welches sich nachher vielleicht in Siebröhrengewebe umwandelt. Dies scheint auch durch viele mikroskopische Bilder bestätigt zu werden. So macht z. B. Fig. 20 auf Taf. XVI den Eindruck, als läge unterhalb der Zellen 1 und 2 eine solche Meristemzone, und wenn man will, kann man auch die übrigen Elemente dieser Anlage ganz gut aus dieser angenommenen Meristemzone herleiten.

Aus einer solchen Annahme würde sich natürlich ergeben, dass die am weitesten nach dem Stamminnern zu gelegenen Theile der Anlage die ältesten sind. Ausserdem müsste die Lagerung der

Elemente wenigstens in der Anlage auf eine derartige Entstehung hinweisen. Zwar könnte man nicht erwarten, vollkommene „Radialreihen" zu finden. Denn die Tracheiden haben ein bedeutend grösseres Lumen als die einzelnen Zellen der Anlage; diejenigen von diesen, welche bei der Bildung von Tracheiden betheiligt sind, vergrössern also, ehe die Wandverdickung in ihnen beginnt, ihren Querschnitt. Dadurch werden selbstverständlich vielfache Verschiebungen nöthig und das Bild der Radialreihen würde, wenn es da wäre, doch zerstört werden. Aber ein allmählicher Uebergang vom äusseren zum inneren Theile müsste doch wohl wahrnehmbar sein.

Wie ist es nun mit der Erfüllung dieser beiden Folgerungen bestellt? Findet ein derartiger allmählicher Uebergang statt, und sind die innersten Tracheiden die ältesten?

Wenn dies letztere der Fall wäre, so müsste auch in ihnen die Wandverdickung am ersten beginnen und allmählich müssten auch die äusseren von der Wandverdickung ergriffen werden. Das ist aber nicht der Fall. Die ersten fertigen Tracheiden entstehen keineswegs immer zuerst da, wo bei Annahme eines Gefässbündelmeristems die ältesten Zellen lägen. Die ersten Tracheiden mit verdickter Wand zeigen sich vielmehr häufig unmittelbar hinter dem Phloëm, meist aber unregelmässig zerstreut über das ganze Gefässbündel, was uns z. B. Fig. 15 und 18 auf Taf. XV zeigen, wo im ersten Falle t_1 bis t_8, im zweiten Falle t_1 und t_2 Tracheiden bedeuten. — Ferner sollte man erwarten, dass dann das Phloëm, also die Stelle, wo das Meristem liegen müsste, auch zuletzt völlig entwickelt wäre, wenigstens später als der innerste Theil des Bündels. Aber diese Bedingung ist nicht erfüllt. Sehr häufig ist das Phloëm eher fertig, als die Wandverdickung in den Tracheiden begonnen hat, oder es haben erst einige wenige Tracheiden sich völlig differenzirt, während der Siebröhrentheil bereits vollkommen entwickelt ist. Einen solchen Fall sehen wir z. B. in Fig. 18 dargestellt. Die Siebröhrengruppe ist deutlich als solche erkennbar; dagegen ist erst eine Tracheide (t_1) fertig, in der zweiten (t_2) hat die Wandverdickung begonnen. — Mit der Erkennung von Radialreihen, einem allmählichen Aufhören derselben nach innen zu und der Möglichkeit, den inneren Theil als aus dem äusseren durch Theilungen entstanden herzuleiten, ist es ebenfalls sehr schlecht bestellt. Der Uebergang

von der Zone, in der man vielleicht Radialreihen construiren könnte, zu der, wo dies nicht möglich ist, ist ein plötzlicher.

Alle diese Thatsachen beweisen uns, dass ein solches Gefässbündelmeristem nicht vorhanden ist. Die Vermuthung, die Theilungen, welche sämmtliche Elemente erzeugen, fänden vielleicht über die ganze Anlage hin statt, ohne an einen bestimmten Ort gebunden zu sein, wird dadurch widerlegt, dass solche, wie oben geschildert, niemals im Innern wahrnehmbar sind. Demnach bleibt nur übrig anzunehmen, dass der innere Theil der Anlage auf andere Weise in den Querschnitt des Gefässbündels hineingekommen ist, als durch Theilungen. Denn durch Theilungen innerhalb seiner Umgrenzung kann er nicht entstanden sein, jedenfalls nicht in seiner Gesammtheit, und aus dem äusseren Theile ist er, wie eben bewiesen, auch nicht hervorgegangen. Also kann in jedem Querschnitt nur ein Bruchtheil der Tracheiden in seiner Entstehung auf Theilungen zurückgeführt werden, und es muss dem Längenwachsthum mit eine Hauptrolle in der Entwickelungsgeschichte der Tracheiden zuerkannt werden, wie wir oben schon sahen, und wenn überhaupt Resorptionen von Querwänden stattfinden, so können wir doch nur einen kleineren Theil einer jeden Tracheide als durch Zellfusion entstanden auffassen. Inwieweit dies aber möglich ist und ob nicht vielleicht die Tracheiden in ihrer ganzen Länge aus je einer Zelle hervorgehen, das wage ich hiernach nicht zu entscheiden.

Jedenfalls ist festgestellt, dass es gewisse Stadien in der Entwickelung der Gefässbündel geben muss, in welchen, abgesehen von den peripherischen Zellen, die Theilungen beendigt sind, während noch nicht die volle Anzahl von Elementen in ihrem Querschnitt sich findet, welche in den fertigen Gefässbündeln vorhanden ist. —

Wenn gar keine Resorptionen stattfinden, so folgt aus den oben angegebenen Zahlenverhältnissen, dass nur ein bis zwei Zellen in jeder Etage einer Gefässbündelanlage — die Zellen des Meristemringes sind diese Etagen — zu Tracheiden bestimmt sein können. Kny giebt zwar an — l. c. p. 271 — es seien dies bedeutend mehr; indessen beweist er seine Behauptung nicht und es handelt sich nunmehr darum, ob wir vielleicht zeigen können, dass dieselbe nicht aufrecht erhalten werden kann.

Wir müssen zusehen, ob sich Gefässbündelanlagen finden lassen,

von denen wir behaupten können, dass die Theilungen in ihnen beendigt sind. Alsdann fragt es sich, ob wir diejenigen Elemente derselben herausfinden können, welche zu Tracheiden bestimmt sind; gleichzeitig ist die Anzahl der übrigen Elemente festzustellen. Ferner haben wir in fertigen Gefässbündeln die Anzahl der sämmtlichen Siebröhren und Parenchymzellen zu ermitteln. Wenn die beiden letzteren Zahlen übereinstimmen, so spricht dies jedenfalls dafür, dass in den gezählten Bündelanlagen die Theilungen wirklich ihren Abschluss erreicht hatten.

Bei dieser Untersuchungsmethode bereitet zunächst der Umstand Schwierigkeiten, dass die fertigen Gefässbündel so ausserordentlich verschieden sind, was die Gesammtzahl ihrer Elemente betrifft. Wären sie alle etwa gleich gross, so müssten auch ihre Anlagen in dem gleichen Stadium der Entwickelung etwa die nämlichen Verhältnisse aufweisen. So aber kann man aus der Grösse einer Gefässbündelanlage nicht ohne Weiteres auf ihr Alter schliessen. Diese Schwierigkeiten würden noch vermehrt werden, wenn die fertigen Gefässbündel nicht nur in Bezug auf die Gesammtzahl ihrer Elemente variiren würden, sondern auch, was ihre procentische Zusammensetzung aus den einzelnen Bestandtheilen betrifft. Letzteres ist aber nicht der Fall; wenigstens sind die Schwankungen in der procentischen Zusammensetzung nicht allzu beträchtlich. Während bei 60 Zählungen die Zahl der Tracheiden zwischen 20 und 74 schwankte, waren 43 und 55 die äussersten Grenzen ihres jedesmaligen Procentgehaltes, und 40 dieser Zahlen lagen zwischen 45 und 50. Procentgehalt und Tracheiden-Anzahl stehen übrigens nicht in dem Abhängigkeitsverhältniss, dass etwa der geringeren Tracheiden-Anzahl auch ein geringerer Procentgehalt entspricht. — Die Gesammtzahl der Gefässbündelelemente ergab sich im Durchschnitt auf 85, wovon 42 auf die Tracheiden entfallen. Wenn wir also Zellwand-Resorptionen gänzlich bei der Entwickelung der Tracheiden ausschliessen, so ergiebt sich daraus, dass im Mittel etwa 44 oder 45 Elemente durch Theilungen in jedem Querschnitt entstanden sein müssen. So viele Elemente müssten demnach die zu zählenden Bündelanlagen ebenfalls aufweisen.

Eine weitere und zugleich grösste Schwierigkeit ist die, solche Anlagen zu finden, in denen die Theilungen gerade aufgehört haben.

Ein Beispiel möge zeigen, welche Anlagen von mir in dieser Hinsicht berücksichtigt wurden. Nach meinem Dafürhalten haben in Fig. 21a auf Taf. XVI die Theilungen, abgesehen vielleicht von den peripherischen Zellen, ihren Abschluss erreicht; wenigstens lassen sich hier keine ganz jungen Wände constatiren, die vorhandenen haben bereits sämmtlich ein gewisses Alter erreicht. Dagegen möchte ich von den Figuren 20, 22, 24, 25 auf Taf. XVI keine als hierher gehörig betrachten, mit Ausnahme vielleicht von 22. — Als Tracheiden sind in 21a unschwer die mit t_1—t_7 bezeichneten Zellen erkennbar. Ueberhaupt ist es nicht schwer, in Gefässbündelanlagen die Tracheiden herauszufinden; dieselben zeichnen sich stets nicht nur durch ihre Wanddicke, sondern auch durch die Configuration ihrer Wände und ihre Querschnittsform von den übrigen aus. Auch das zukünftige Phloëm lässt sich leicht erkennen.

In dem angeführten Beispiele haben wir also unter 44 Elementen — so viele zählt die in Fig. 21a gezeichnete Anlage — 7 Tracheiden. Derartige Zählungen stellte ich im Ganzen 20 an, und es ergaben sich bei einer mittleren Gesammtzahl von 43—44 Elementen im Durchschnitt 6—7 Tracheiden in jeder Anlage.

Was bedeuten nun diese 7 Gefässbündelelemente, die wir soeben Tracheiden nannten? Sind es einfache Zellen, die aber bestimmt sind, bei der Bildung von Tracheiden eine Rolle zu spielen, oder sind es vielleicht, wie ich aus ihrem geschilderten Aussehen schliessen möchte, junge Tracheiden, die noch nicht ihre volle Länge erreicht haben? Haben also im letzteren Falle, nach Kny, bereits Resorptionen stattgefunden, oder hat, nach Krabbe, das Längenwachsthum schon begonnen? Für den ersteren Standpunkt ist es völlig müssig zu fragen, ob jene 7 Gefässbündelelemente einfache Zellen sind, die erst zur Tracheidenbildung kommen sollen, oder Elemente beliebig langer, durch Perforation von Querwänden entstandener Zellfäden, in beiden Fällen kommen wir zu dem Schlusse, dass aus jedem Zellstockwerk 7 Zellen bei der Entstehung der Tracheiden mitwirken. — Stellen wir uns jedoch auf den Krabbe'schen Standpunkt, so ergiebt sich aus dem Vorhandensein von 7 jungen Tracheiden, die vielleicht noch nicht 30 Meristemzellen lang sind, keineswegs jene Schlussfolgerung. Vielmehr würde sich ergeben, wären sie z. B. 4 Meristemzellen lang, dass aus jeder Etage 1 bis

2 Zellen zur Tracheidenbildung verwendet werden, was gerade mit unseren obigen Schlussfolgerungen übereinstimmen würde, die sich aus der Annahme eines ausschliesslichen Längenwachsthums ergaben.

Die hier gefundene Zahl von 37 Phloëm- und Parenchym-Zellen in den Gefässbündelanlagen bleibt hinter der wirklichen von 43, wie sie in den fertigen Gefässbündeln vorhanden ist, um 6 zurück; dies lässt sich auf folgende Weise erklären. Einmal ist es nicht ausgeschlossen, dass in den peripherischen Zellen hier und da noch Theilungen vorkommen, während dies im Centraltheil der Anlage nicht mehr der Fall ist, dass also die parenchymatischen Elemente eine Vermehrung erfahren. Sodann kann, wie wir sahen, eine solche Vermehrung auch durch Hinzunahme von Zellen aus den benachbarten Reihen bewirkt werden. — Wenn es sich aber wirklich so verhält, d. h. wenn jene Differenz von 6 Zellen auf Rechnung des Parenchymkranzes gesetzt werden kann, so muss die Anzahl der Phloëm-Elemente in den fertigen Bündeln mit der in den Anlagen übereinstimmen; es ergaben sich thatsächlich 15 resp. 14 als diese Zahlen.

Welche Schlüsse lassen sich nun aus den gewonnenen Zahlen ableiten?

Der Uebersicht wegen stellen wir sie noch einmal zusammen: Im fertigen Bündel beträgt die Anzahl der Tracheiden 42; in der Anlage sind in jeder Etage, wenn wir von Resorptionen ausgehen, 7 Zellen zu Tracheiden bestimmt, und jede ausgebildete Tracheide ist 30 Mal so lang, als eine solche Zelle hoch ist. — In einem 30 Zellen langen Stück einer Gefässbündelanlage befinden sich $7 \cdot 30 = 210$ Zellen, die zur Bildung von Tracheiden verwendet werden. Die Tracheiden des fertigen Bündels aber, aneinandergesetzt gedacht, nehmen eine Länge ein, welche der von $42 \cdot 30 = 1260$ Zellen entspricht. Demnach wären bei der Bildung einer jeden Tracheide $\frac{210}{42} = 5$ Zellen verschmolzen, d. h. 4 Querwände resorbirt, und die übrige Länge wäre durch Wachsthum eines solchen 5 Zellen umfassenden Fadens zu Stande gekommen, welcher also um das Fünffache seiner eigenen Länge an Ausdehnung zugenommen haben müsste; denn die fertige Tracheide ist $1260 : 210$ oder $30 : 5 = 6$ Mal so lang. —

Recapituliren wir die Ergebnisse unserer Betrachtungen. — Es liess sich aus den Untersuchungen an Querschnitten, was ja auch zu erwarten war, keine einzige Thatsache ableiten, welche die Annahme von Resorptionen unmöglich gemacht hätte; wohl aber ging aus verschiedenen Umständen hervor, dass, wenn überhaupt Resorptionen stattfinden, jedenfalls ein beträchtliches Längenwachsthum, welches nicht nur in Zuspitzungen bestehen kann, bei der Entstehung der Tracheiden mitwirken muss, und es sprach keine einzige Thatsache dagegen, dass das Längenwachsthum vielleicht die einzige wirkende Ursache ist; auch die Ergebnisse der Zählmethode, denen ich an dieser Stelle natürlich nur einen relativen Werth zuerkennen kann, waren sehr gut mit der Krabbe'schen Ansicht in Einklang zu bringen.

B) Untersuchungen an Längsschnitten.

Es wird am Platze sein, wenn wir uns hier vorführen, wie nach Kny's Angaben die Entwickelung der Tracheiden vor sich geht. Diese Angaben sind nach Untersuchungen an tangentialen Längsschnitten gemacht.

Gegen den Schluss der Theilungen, welche zur Bildung der Gefässbündelanlagen führen, sind die Querwände dünner geworden. „Bald darauf entschwinden die meisten vollständig der Beobachtung. An ihrer Stelle befinden sich schief oder quer gerichtete Anhäufungen kleiner Körnchen.“ . . . „Die Lösung der Querwände scheint nicht an allen Stellen gleichmässig, sondern zuerst in der Mitte und erst später am Rande zu erfolgen. Es gelingt nämlich mitunter, am Rande der Fusionsstellen noch Ueberreste der früheren Querwände zu finden, zwischen denen die verschmolzenen Protoplasmakörper der früher isolirten Procambiumzellen hindurchgehen.“ Durch Färbungen, namentlich mit Jod, kann man sich von der Continuität dieser Protoplasmastränge überzeugen. Allmählich gehen auch die Reste der Querwände verloren, nur ihre Ansatzstelle bleibt noch eine Zeitlang sichtbar. Die Zellkerne bleiben ebenfalls noch einige Zeit nach erfolgter Perforation erhalten. Wenn die Fusion vollendet ist, erfolgt auch das rasch vor sich gehende Dickenwachsthum der Wand.

Soweit Kny. — Ich werde nun mittheilen, inwieweit ich diese

Vorgänge bei meinen Beobachtungen verwirklicht fand, und komme dabei zunächst auf die Resorptionen zu sprechen.

Derartige schief oder quer gerichtete Anhäufungen kleiner Körnchen, welche Kny für Wände hält, die in der Auflösung begriffen sind, habe ich bei meinen Beobachtungen auch gesehen. Ich halte sie indessen nicht für beginnende Resorptionen, zumal da sie sich auch längsverlaufend finden lassen, und Resorptionen von Längswänden, die doch auf Querschnitten sichtbar sein müssten, nicht stattfinden. Vielmehr hat man sie nach meiner Meinung als schief geschnittene Wände aufzufassen, die vielleicht noch mit kleinen Protoplasmakörnchen besetzt sind, oder als durchscheinende Wände, oder endlich als kurze Reihen von Protoplasmakörnchen. Auch ist es mir nie gelungen, irgendwo, selbst nicht in den Tracheiden, in denen die Wandverdickung noch nicht begonnen hatte, Reste von Querwänden oder Spuren von Ansatzstellen derselben zu sehen.

Indessen möchte ich hervorheben, dass die Beobachtung an Längsschnitten eine äusserst schwierige ist, da es, selbst bei der sorgfältigsten Präparation, kaum gelingt, Längsschnitte durch Gefässbündelanlagen zu bekommen, die nur aus einer Zelllage bestehen. Dazu kommt noch, dass die Tracheiden nie genau längs verlaufen, sondern vielfach verbogen und verschlungen sind; sie sind daher in ihrem Verlaufe meist nur auf kurze Strecken zu verfolgen, indem sie bald das Gesichtsfeld verlassen, sich unter andere Tracheiden schieben, wo sie an Deutlichkeit verlieren und auch das ganze Bild undeutlich machen. Ausserdem erschwert die Zartheit der sämmtlichen Elemente in den Gefässbündelanlagen und der Umstand, dass ihrer eine grosse Anzahl auf einen verhältnissmässig sehr kleinen Raum beschränkt ist, jede Beobachtung ganz bedeutend. Wenigstens kann man nach meiner Meinung nie sicher sein, ob man nicht zu Täuschungen geführt wird, und daher wage ich auch nicht aus dem Umstande, dass ich keine Resorptionen zu sehen geglaubt habe, darauf zu schliessen, dass überhaupt keine stattfinden.

Was ferner das Vorhandensein mehrerer Zellkerne in einer Tracheide betrifft — wie wohl einleuchtet, eine Frage von grösster Bedeutung —, so habe ich in meinen mikroskopischen Bildern immer nur finden können, dass, wenn irgendwo mehrere Zellkerne in einer Tracheide zu liegen schienen, sich dies stets als eine

Täuschung herausstellte. Wenn nämlich eine Tracheide über eine gleichgerichtete Parenchymzelle hinwegläuft, so kann es, vermöge der Zartheit der Objecte, wohl den Anschein erwecken, als ob der Kern der letzteren in die Tracheide hineingehört. — Aber auch hiernach will ich keineswegs behaupten, dass jede Tracheide nur einen Zellkern enthält; denn Irrthümer sind nach meiner Ansicht, wie gesagt, nicht ausgeschlossen, wenn man aus der Beobachtung an Längsschnitten ein Für oder Wider in Bezug auf die Resorptionen herleiten will.

Daher erkenne ich auch dem Umstande, dass Kny eine Continuität der Plasmastränge durch die vermeintlich resorbirten Wände hindurch wahrgenommen zu haben angiebt, keine beweisende Kraft zu, da man in dieser Beziehung in ähnliche Irrthümer verfallen kann, wie mit den Zellkernen.

Ebenso wenig überzeugend ist für mich die allerdings unbestreitbare Thatsache, dass die Querwände der Zellen in den Gefässbündelanlagen im Laufe der Entwickelung derselben dünner werden, als sie es anfänglich waren. Dieses Dünnerwerden hält Kny für eine Einleitung der Perforation. Meiner Meinung nach hat dasselbe aber möglicherweise in Streckungen seinen Grund, welche die Wände bei der Ausbildung der Gefässbündel erfahren. Dass es wenigstens keineswegs als Vorläufer von Resorptionen aufgefasst zu werden braucht, dafür spricht das Eintreten des Dünnerwerdens auch an Längswänden. Bei der Anlage von Anastomosen nämlich, überhaupt da, wo zu einer Gefässbündelanlage Zellen mehrerer Radialreihen verwendet werden, kann man ein mit der Vergrösserung des Querschnittes der Anlagen Hand in Hand gehendes Dünnerwerden des Theiles der ursprünglich die betreffenden Radialreihen trennenden Wand constatiren, welcher in das junge Gefässbündel hineingekommen ist.

Ob nun wirklich Streckungen die Ursache des Dünnerwerdens der Querwände abgeben, das entzieht sich natürlich der Beobachtung. Krabbe hält dies übrigens nicht für wahrscheinlich, da, wie er sagt[1]), „die zur Gefässbündelbildung verwandten Cambiumzellen in der ersten Zeit kein stärkeres Wachsthum zeigen, als die Zellen

1) l. c. p. 56.

ihrer Umgebung, deren Querwände unverändert bleiben." Dagegen liesse sich vielleicht sagen, dass die letzteren Zellen auch nicht in dem Maasse zur Bildung von Längswänden in Anspruch genommen werden, wie die jungen Zellen der Gefässbündelanlagen, in denen ja vielfache Theilungen erfolgen, dass diese also gezwungen sind, die Vergrösserung der Querwände an Streckungen zu überlassen. Und spricht nicht vielleicht dafür die Thatsache, dass auch die ursprünglichen Radialwände in den Gefässbündelanlagen dünner werden, wogegen dies in den Nachbarreihen nicht der Fall ist?

Wie dem aber immer sei, jedenfalls kann man aus dem Dünnerwerden der Querwände nicht auf Resorptionen schliessen, zumal da offenbar auch die Querwände der zukünftigen Parenchymzellen von dieser Veränderung betroffen werden [1]). —

Wir haben somit diejenigen Punkte, auf welche Kny seine Ansicht stützt, einer Besprechung unterzogen. Zwar haben wir nicht beweisen können, dass die Deutungen, welche Kny den mikroskopischen Bildern von Längsschnitten giebt, unrichtig sind; aus unserer Besprechung dürfte aber wohl hervorgegangen sein, dass dieselben zu subjectiver Natur sind, um als objectives Beweismaterial dienen zu können. Als solches können wir nur Thatsachen verwenden, welche eine doppelte Deutung nicht zulassen. Derartige Thatsachen sollen im 3. Abschnitt dieses Capitels vorgebracht werden.

Ehe wir aber darauf eingehen, sollen noch einige Umstände Erwähnung finden, die eher für die Krabbe'sche Ansicht sprechen als für die von Kny. Es gelingt nämlich mitunter zu sehen, wie eine junge Tracheide sich zwischen andere Zellen geschoben hat. Ein solcher Fall ist in Fig. 26 auf Taf. XVI dargestellt. Zur Erklärung derselben sei Folgendes gesagt. Die Parenchymzellen p_7 und p_8 bilden die (nur bei tieferer Einstellung sichtbare) Längswand 1, p_5 und p_6 die Wand 2 (welche zum Theil nur bei höherer Einstellung deutlich wurde), p_1, p_2 und andere Zellen stossen in der Längslinie 3 zusammen. Die Tracheide t_2 ist zuerst zwischen die Zellen p_7 und p_8, dann zwischen p_5 und p_6 und endlich

1) Man hat übrigens mehrfach im Pflanzenreich Fälle, wo Zellwände dünner werden, ohne dass wirklich nachher Resorptionen eintreten. So z. B. werden die Radialwände der jungen Holzzellen bei den Laub- und Nadelhölzern dünner, als sie es im Cambiumring waren. Man vergleiche in dieser Beziehung auch Fig. 14.

zwischen p_1, p_2 und die übrigen in 3 zusammenstossenden Zellen hineingewachsen; ein Zellkern war in dem gezeichneten Stück von t_2 nicht zu finden. Ob nun wie dieses auch der übrige, nicht deutlich erkennbare Theil von t_2 durch Längenwachsthum entstanden ist, lässt sich natürlich hier noch nicht entscheiden. — Dieselbe Fig. 26 zeigt noch ein Stück einer anderen Tracheide (t_1), in welchem Resorptionen, oder Spuren davon, oder mehrere Zellkerne nicht wahrgenommen werden konnten, welches also nicht durch Resorptionen entstanden sein kann. Ueberhaupt verdient bemerkt zu werden, dass da, wo die mikroskopischen Bilder an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig liessen, bei mir nie ein Bedenken darüber bestand, dass die sichtbaren Theile von Tracheiden auf keine andere Weise entstanden sein könnten, als durch Längenwachsthum.

Ein Vorgang bei der Entwickelung der secundären Gefässbündel ist bis jetzt noch gar nicht erwähnt worden. Es möge dies hier geschehen. — „Die Zellen der Gefässbündelanlage bekommen nämlich Zuspitzungen und Zuschärfungen, so dass sie schliesslich in ähnlicher Weise in einander greifen, wie die Cambiumzellen der Dicotyledonen“ [1]). Selbstverständlich muss ja eine Zuspitzung dem Auswachsen der Zellen, wenn ein solches die Tracheidenbildung bewirkt, vorangehen; aber man kann nicht aus stattfindenden Zuspitzungen auf das Auswachsen einzelner Zellen als alleinige Ursache der Tracheidenbildung schliessen, zumal da auch die parenchymatischen Elemente in den Bündelanlagen eine Zuspitzung erfahren.

C) Untersuchungen auf Grund von Macerationen.

Wenn die Tracheiden wirklich durch Auswachsen einer einzigen Zelle entstehen, so müssen nothwendig folgende Bedingungen erfüllt sein:

1. Eine Gefässbündelanlage, in welcher das Längenwachsthum der zu Tracheiden bestimmten Zellen bereits begonnen hat, muss junge Tracheiden enthalten von einer Länge, welche die Höhe der Meristemzellen nur um ein Weniges übertrifft, bis zur Länge der völlig ausgebildeten Tracheiden.

1) Krabbe, l. c. p. 57.

2. In einer jeden jungen Tracheide darf nur ein Zellkern vorhanden sein, wenn man nicht gerade annehmen will, dass Vervielfältigungen des ursprünglichen Zellkernes stattgefunden haben, oder dass von vornherein die betreffende Zelle, aus welcher die Tracheide hervorging, mehrere Kerne besass. Letzteres ist in den Zellen der Gefässbündelanlagen, wie überhaupt in den Zellen von Yucca, Aloë und Dracaena nicht der Fall.

Diese beiden Bedingungen sind aber nicht nur nothwendig für die Richtigkeit der Krabbe'schen Ansicht, sie sind auch hinreichend.

Nun lassen sich durch Macerationen (Verf. führte dieselben stets durch Kochen in einer Mischung von verdünnter Salpetersäure mit chlorsaurem Kali aus) nicht nur die völlig entwickelten Tracheiden, und zwar diese mit leichter Mühe erhalten, sondern auch, was allerdings meist einen Aufwand von Geduld erfordert, junge Tracheiden. In den letzteren waren weder Resorptionen, noch Wandreste oder Spuren von Ansatzstellen ehemaliger Querwände wahrnehmbar, welche doch, wenn überhaupt vorhanden, hier mit leichter Mühe und in unzweideutiger Weise hätten constatirt werden können; die Wände erwiesen sich als vollkommen glatt. Ferner war es möglich, jene beiden Bedingungen als in vollem Umfange erfüllt nachzuweisen. Einmal gelang es, junge Tracheiden thatsächlich in allen Längen, von der möglichst kürzesten an, zu verfolgen, und alle wiesen an den Enden, was hervorzuheben wichtig ist, eine deutliche Zuspitzung auf. Sodann war in ihnen nie mehr als ein Zellkern wahrzunehmen, welcher sich als homogenere, stark lichtbrechende Masse von dem übrigen, die ganze Tracheide in körniger Structur erfüllenden Plasma deutlich abhob. Wenn noch irgend ein Zweifel in Bezug auf den Zellkern hätte bestehen können, so wäre derselbe sicher durch die günstigen Resultate beseitigt worden, die durch Tinctionen mit Pikrocarmin erzielt wurden. Die Figuren 27a, b, c auf Taf. XVI stellen drei junge Tracheiden von 0,4 resp. 0,84 und 1,8 mm Länge dar; k bedeutet in ihnen den Zellkern. Dieselben sind übrigens so gezeichnet, wie sie sich unter dem Mikroskop dem Beschauer darboten; ihr Verlauf in dem Gefässbündel war jedenfalls ein anderer, als der gezeichnete.

Was die ausgebildeten Tracheiden betrifft, so zeigten dieselben

ausser vielen seitlichen Auswüchsen und gabeligen Verzweigungen in ihrem ganzen Habitus ein Aussehen, von dem Kny sagt, es lasse im ersten Augenblick kaum den Gedanken aufkommen, dass sie auf andere Weise, als durch Auswachsen einzelner Procambiumzellen entstanden sein könnten. Im Allgemeinen spitzen sie sich von der Mitte nach den Enden hin allmählich zu, was schon weiter oben im Gegensatz zu Kny's Ansicht hervorgehoben wurde [1]). In ihren Grössenverhältnissen variirten sie zwar ausserordentlich; aber es liess sich für diese Schwankungen der Länge eine gewisse untere Grenze feststellen (etwa 1,4 mm). Dadurch, dass eine solche untere Grenze existirt, wird die Bedeutung der aus der Untersuchung junger, isolirter Zellen gefolgerten Resultate noch um Vieles vermehrt, und das Vorhandensein aller Zwischenstufen in den Längen der jungen Tracheiden zwischen der Höhe der Meristemzellen und dieser unteren Grenze wäre nicht zu erklären, wenn die Tracheiden nicht durch Auswachsen einer Zelle entständen, da ja alle diese Zwischenstufen sich als zugespitzt und mit nur einem Zellkern versehen erwiesen, Wandreste überdies nicht bemerkbar waren. —

Die Erfüllung jener beiden Eingangs dieses Abschnittes aufgeführten Bedingungen in Verbindung mit den beiden Thatsachen, dass alle jungen Tracheiden zugespitzt sind und dass für die Länge der ausgebildeten Tracheiden eine untere Grenze existirt, scheint mir zur Genüge zu beweisen, dass die Ansicht Kny's, die Tracheiden seien Zellfusionen, nicht aufrecht erhalten werden kann. Es ergiebt sich vielmehr als einzig mögliche Entstehungsweise der Tracheiden das Auswachsen einzelner Zellen der Gefässbündelanlagen.

D) Schlussbetrachtungen.

Was sich somit aus den Untersuchungen an Querschnitten als wahrscheinlich erwies, was durch die an Längsschnitten nicht widerlegt wurde, das ist durch die Ergebnisse der Macerationen als allein

---

1) Die Tracheiden der untersuchten Dioscoreen, Tamus communis, Dioscorea convolvulacea, D. punctata und Testudinaria elephantipes zeigten sich, besonders hinsichtlich ihrer grossen Poren, den „Treppentracheiden" der Gefässcryptogamen ähnlich.

möglich hingestellt worden. Damit haben zugleich alle im ersten Theile dieses Capitels enthaltenen Angaben und Muthmaassungen, besonders die damals vielleicht etwas problematisch erschienene Zählmethode ihre Bestätigung gefunden, und die von uns im zweiten Theil gegebene Deutung der Längsschnittbilder hat sich als richtig erwiesen. Wir können nunmehr in grossen Zügen folgendes Bild von der Entwickelung der secundären Gefässbündel entwerfen.

Nachdem die in der oben näher geschilderten Weise vor sich gehenden Längstheilungen in den Gefässbündelanlagen ihren Abschluss erreicht haben, beginnt das Auswachsen der zu Tracheiden bestimmten Zellen. Dadurch, dass dann aus tieferen oder höheren Zellstockwerken junge Tracheiden in den betreffenden Querschnitt hineinkommen, wird der Charakter des Gewebes der Anlagen als eines Theilungsgewebes bald zerstört, wie man es z. B. an Fig. 21a auf Taf. XVI deutlich sehen kann. Da nun in den einzelnen Stockwerken die Theilungen nicht zu gleicher Zeit ihren Abschluss zu finden brauchen, weil demnach das Auswachsen in dem einen Stockwerk früher, in dem anderen später beginnen kann, so kommt es, dass man Tracheiden in Querschnitten von Bündelanlagen findet, in denen die Theilungen noch im Gange sind. —

Die Entwickelungsgeschichte der secundären Gefässbündel bei Aloë und Dracaena ist in den wesentlichen Punkten genau mit der bei Yucca übereinstimmend. Dieselben pflegen hier aber häufiger als bei Yucca in den nebeneinander liegenden Zellen zweier benachbarten Radialreihen angelegt zu werden, sind dann indessen meist auf die seitlich aneinandergrenzenden Theile dieser Zellen beschränkt. Der schon bekannte, auf die Lage des Phloëms bezügliche Unterschied zwischen Yucca einerseits, Aloë und Dracaena andererseits, hat zur Folge, dass die dem Phloëm in radialer Richtung beiderseits vorgelagerten Tracheidentheile gewissermaassen wie zwei Tracheidentheile von Yucca sich verhalten und sich getrennt von einander entwickeln, wobei der innere gewöhnlich eher fertiggestellt ist, als der äussere. Im Einzelnen ist die Entwickelungsgeschichte eines jeden dieser Tracheidentheile genau übereinstimmend mit der bei Yucca, abgesehen natürlich von den Zahlenverhältnissen. Was diese anbetrifft, so mögen die folgenden genügen:

	Länge der Tracheiden in mm	Höhe der Meristemzellen	Anzahl der Trach. im G.-B.
Dracaena Draco	3,43 mm	0,112 mm	25
Aloë soccotrina	2,14 mm	0,087 mm	38.

Jede der zu Tracheiden bestimmten Zellen wird demnach durch das zur Tracheidenbildung führende Längenwachsthum bei Aloë und Dracaena etwa 29—30 Mal so lang und in jeder Etage der Gefässbündelanlagen ist bei Aloë bisweilen mehr als eine solche Zelle vorhanden, bei Dracaena liefern dagegen manche Zellstockwerke überhaupt keinen Beitrag zur Tracheidenbildung.

Nachdem wir uns nunmehr völlige Klarheit über die Entwickelung der secundären Gefässbündel verschafft haben, dürfte es von Interesse sein, einige Betrachtungen darüber anzustellen, welchen Antheil dieselbe an der Verdickung des Stammes hat, und welche Factoren dabei die maassgebenden sind. — Dazu müssen wir wissen, wie viele Zellen des Meristemringes zur Bildung eines secundären Gefässbündels verwendet werden, die wievielte Meristemzelle dazu gelangt und wieviel Mal grösser durchschnittlich die Querschnittsfläche eines ausgebildeten secundären Gefässbündels ist, als die einer Meristemzelle. Die Bestimmung der betreffenden Zahlen für Yucca ergab folgendes Resultat: Im Durchschnitt werden zwei Zellen zur Bildung eines Gefässbündels verwendet und jede 15. Zelle etwa gelangt zur Gefässbündelentwickelung. Der Querschnitt eines Gefässbündels beträgt ungefähr das 40-fache von dem einer Meristemzelle [1]) und die letzteren verdoppeln ihren Querschnitt, wenn sie zum Grundgewebe übergehen. — Fassen wir die Querschnittsfläche der Meristemzellen als Einheit auf und nennen sie q. Die ausgebildeten Grundgewebezellen haben demnach einen Querschnitt von etwa 2 q. Jede Meristemzelle, die zum Gefässbündel verwendet wird, gewährt einen Beitrag von 20 q, also den 10-fachen Beitrag, den eine gewöhnliche Meristemzelle liefert. Demnach tragen von 30 Zellen des Verdickungsringes die beiden, welche davon ein Gefässbündel bilden, gerade $^5/_7$

1) Bei den betreffenden Messungen wurde die Querschnittsform der secundären Gefässbündel als eine Ellipse angenommen und deren grosse und kleine Axe aufgesucht.

so viel zur Verdickung des Stammes bei, wie die 28 anderen; denn jene zwei Zellen bilden eine Querschnittsfläche von 40 q, die 28 anderen eine solche von 56 q, also erstere eine genau $^5/_7$ so grosse, oder ebensoviel, wie 20 Meristemzellen. Nun werden etwa $^4/_5$ der Querschnittsfläche eines Bündels von den Tracheiden gebildet, oder mit anderen Worten 32 q. Denken wir also an die früher gegebenen Zahlen, so folgt, dass jede zur Tracheidenbildung bestimmte Zelle einer Gefässbündelanlage ebensoviel zur Verdickung des Stammes beiträgt, wie $\frac{30 \cdot 32}{2 \cdot 42}$, d. h. etwa wie 12 Meristemzellen. — Den Hauptfactor der durch die Gefässbündelentwickelung bedingten Stammverdickung geben demnach die Zellen ab, aus denen die Tracheiden entstehen.

Capitel IV.

Das Verhalten der Blattspuren beim Dickenwachsthum.

Die Frage nach dem Verhalten der Blattspuren beim Dickenwachsthum ist für die Gymnospermen und Dicotyledonen durch eine Arbeit von O. Markfeldt[1]) bereits erledigt worden. In derselben wird auch auf die sämmtlichen bei einer solchen Frage maassgebenden Gesichtspunkte in ausführlicher Weise Rücksicht genommen, weshalb ich in dieser Beziehung auf den „Allgemeinen theoretischen Theil“ auf S. 35—39 in dem angegebenen Jahrgange der „Flora“ verweise. Die Resultate der Markfeldt'schen Untersuchungen möchte ich aber wenigstens insoweit berühren, als sie für vergleichende Betrachtungen mit den Verhältnissen bei den baumartigen Lilien für uns von Interesse sein werden:

So lange die Blätter noch am Stamme sitzen, wird stets dafür gesorgt, dass die Blattspuren functionsfähig bleiben. Bei den Gymnospermen geschieht dies vermittelst eines die untere Seite des rindenläufigen Blattspurtheils umfassenden Cambiums, welches neue

1) Ueber das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachsthum des Stammes oder Zweiges. „Flora“ 1885, p. 33, 81, 99.

gefässähnliche Elemente erzeugt und dadurch dem die Functionsfähigkeit aufhebenden Einflusse des Zerreissens vorbeugt, von dem alljährlich beim Beginn des Dickenwachsthums die Blattspur betroffen wird. Bei den Dicotyledonen bleibt die Functionsfähigkeit der Blattspuren dadurch erhalten, dass überhaupt kein Zerreissen erfolgt. Dasselbe wird durch Verschiebung der Blattspur aus ihrer schräg aufwärts gerichteten in eine horizontale Lage vermieden[1]). — Nach Abfall der Blätter aber, wenn also die Blattspuren als solche nicht mehr functioniren, erfolgt ein Durchreissen derselben und Ueberwallen durch die vom Cambiumring neugebildeten Elemente. Selbstverständlich finden sämmtliche Zerreissungen an oder nahe bei diesem statt.

Wie oben auf S. 301 erwähnt wurde, reicht nach meinen Erfahrungen bei den baumartigen Lilien der Holzkörper nie ganz bis an die untersten Blätter heran. In Hinsicht des Verhaltens der Blattspuren beim secundären Dickenwachsthum kommen hier also nur solche in Betracht, die als „Blattspuren" nicht mehr functioniren. Man sollte demnach vermuthen, wenigstens wenn man aus dem Verhalten der Gymnospermen und Dicotyledonen auf das von Aloë, Yucca und Dracaena schliessen wollte, dass mit dem Beginne des secundären Dickenwachsthums bei diesen letzteren ein gänzliches Durchreissen der Blattspuren erfolgt, dass die Durchrissstelle überwallt und von dem gebildeten Holzkörper der rindenläufige und der im Centralcylinder befindliche Theil der Blattspur von einander getrennt werden. Dem ist aber nicht so, vielmehr wird der Zusammenhang zwischen diesen beiden Theilen durch einen horizontal verlaufenden und dadurch als Neubildung charakterisirten Gewebestrang (wenigstens bei hinreichender Dicke des Holzkörpers muss derselbe eine Neubildung sein) hergestellt, der bereits oben auf S. 293 erwähnt wurde, als dem blossen Auge wie ein Markstrahl erscheinend. Die Frage ist nun zunächst die, was für Gewebeelemente diesen Strang zusammensetzen.

Als erstes Untersuchungsobject erschien mir in dieser Hinsicht ein Stammstück von:

1) Bei den Gymnospermen kann ein solches Herabbiegen nicht erfolgen, weil bei ihnen die Blattspuren in der Rinde parallel zur Stammaxe verlaufen.



Aloë arborescens am geeignetsten, welches einen stellenweise 3—4 cm dicken Holzkörper aufwies, und bei dem ich aus diesem Grunde sicher sein konnte, den gewünschten Aufschluss über den fraglichen Punkt zu erhalten. Bemerkt sei noch, dass bei dieser Species die Wandungen der Grundgewebezellen des Holzkörpers sowohl wie des Centralcylinders ausserordentlich stark verdickt und mit grossen unbehöften Poren besetzt waren.

Durch die Betrachtung von Tangentialschnitten in Verbindung mit Radial- und Querschnitten war an dem gewählten Material mit leichter Mühe zu constatiren, dass jene fraglichen Gewebestränge aus merkwürdigen, sehr langgestreckten und ziemlich englumigen Parenchymzellen bestanden, welche in der Structur ihrer Wandungen völlig mit dem umgebenden Grundgewebe übereinstimmten. Gegen die Grenze des Centralcylinders hin verliefen diese Gewebestränge nicht mehr horizontal, sondern, allmählich in die Blattspur übergehend, in einem bereits im Holzkörper beginnenden Bogen, um erst langsam, dann aber, im Centralcylinder selbst, ziemlich rasch nach unten umzubiegen. Da wo die Krümmung anfing, meist auch schon kurz vorher, zeigten sich in jenem parenchymatischen Gewebe die Spuren von Ring- und Spiralgefässen; nach dem Centralcylinder hin nahmen dieselben zu und an der Austrittsstelle aus dem Holzkörper hatte man das typische Bild einer Blattspur vor sich, wie es oben auf S. 295 in kurzen Worten geschildert wurde.

Nach der Aussenseite des Holzkörpers, nach dem Meristemringe hin, veränderten sich jene Gewebestränge ebenfalls allmählich; aber die Veränderung begann in weit grösserer Entfernung von der Rinde, als auf der anderen Seite vom Centralcylinder. Inmitten der englumigen Parenchymzellen mit verdickter Wand zeigte sich eine kleine Gruppe zartwandiger Zellen. Die Anzahl der Elemente dieser Gruppe vermehrte sich mit dem Abstande vom Centralcylinder in demselben Maasse, wie die der sie ringförmig umgebenden, dickwandigen Zellen eine Verminderung erfuhr, bis schliesslich in einiger Entfernung vom Meristemringe die letzteren ganz verschwunden waren. Hier besassen übrigens die Elemente des Füllgewebes einen schwach kollenchymatischen Charakter.

Beim Uebergang in die Rinde wiederholte sich dann das, was

wir beim Uebergange in den Centralcylinder gesehen haben, mit dem Unterschiede, dass das Umbiegen der Blattspur in die Rinde nach oben hin erfolgte. —

Aus den soeben geschilderten anatomischen Verhältnissen der Gewebestränge, welche die Verbindung zwischen dem rindenläufigen und dem im Centralcylinder befindlichen Blattspurtheile herstellen, ergeben sich für unsere Frage folgende Schlüsse: Mit dem Beginne des secundären Dickenwachsthums — oder auch bald nachher, das wollen wir noch dahingestellt sein lassen — erfolgt ein allmähliches Zerreissen der Blattspuren, indem zuerst die nicht streckungsfähigen Elemente eine Zerreissung erfahren. Die entstehenden Lücken werden ausgefüllt von langgestreckten, englumigen Parenchymzellen von schwach kollenchymatischem Charakter, die mit dem weiter fortschreitenden Dickenwachsthum des Stammes in der Richtung von innen nach aussen in derbwandiges Dauergewebe übergehen, wobei zuerst die Randzellen des Füllgewebes ihre Wände verdicken.

Damit wollen wir dieses Beispiel verlassen und uns zu

Aloë soccotrina

wenden, von welcher Species ein ganzes Exemplar zur Verfügung stand. Der Holzkörper desselben war unten nahezu 1,5 cm stark und verjüngte sich nach oben hin bis zum gänzlichen Aufhören. Es konnten daher die Blattspuren in allen Stadien vom Beginne der Zerreissung bis zur erfolgten Vollendung derselben beobachtet werden. Wenn die Zerreissung eingetreten war, so zeigten sich die hier statthabenden Verhältnisse in den wesentlichen Punkten mit den bei Aloë arborescens geschilderten übereinstimmend. Die aus dem schwach kollenchymatischen Füllgewebe hervorgehenden Dauerzellen erwiesen sich bei Aloë soccotrina ebenso gebaut, wie bei A. arborescens, aber von noch merkwürdigerer Form, indem sie ausser einer grösseren Länge meist zugespitzte Enden besassen und so den Tracheiden täuschend ähnlich sahen.

Die Vorgänge beim Zerreissen selbst sind so, wie wir bei Aloë arborescens aus den nach erfolgter Zerreissung beobachteten anatomischen Verhältnissen schlossen. Demselben gehen ähnliche, jedoch schwache Verschiebungen voran, wie sie Markfeldt bei der Mehrzahl der immergrünen Dicotyledonen nachgewiesen hat. Sie bestehen darin, dass der wie bei diesen schräg aufwärts gerichtete rinden-

läufige Theil der Blattspur etwas herabgebogen und da, wo der Holzkörper sich differenzirt, horizontal gestellt wird. Daher kann unter Umständen das Dickenwachsthum eine Zeitlang im Gange sein, ohne dass Zerreissungen stattfinden.

Ausser der bisher immer nur allein in Betracht gezogenen Rissstelle der Blattspur in der Nähe des Meristemringes liess sich bei A. soccotrina — besser wenigstens wie bei A. arborescens — eine zweite am Periderm nachweisen. Die Lücke wird hier durch Zellen ausgefüllt, welche denen der Rinde ähnlich sind und wie diese eine Peridermschicht erzeugen.

Ganz analog dem geschilderten Verhalten der Blattspuren bei Aloë soccotrina und A. arborescens erwies sich das der Blattspuren bei

Aloë nobilis, Yucca und Dracaena.

Der kollenchymatische Charakter des jungen Füllgewebes, der übrigens verhältnismässig lange erhalten bleibt, zeigte sich bei den beiden letzteren ganz besonders stark ausgeprägt. Auch hier gehen dem Zerreissen Verschiebungen der oben angegebenen Art vorauf, so dass dasselbe erst einige Zeit nach dem Beginne des secundären Dickenwachsthums zu erfolgen braucht.

Das wären im Wesentlichen die Punkte, welche bei den baumartigen Lilien betreffs des Verhaltens der Blattspuren beim Dickenwachsthum zu beachten sind. Das Interessante dabei ist, dass die durch das Zerreissen getrennten Theile der Blattspuren nicht überwallt werden, wie es bei den Dicotyledonen und Gymnospermen nach Abfall der Blätter geschieht, sondern dass durch ein in der Jugend mehr oder minder stark kollenchymatisches Füllgewebe, welches im Alter in Dauergewebe übergeht, zwischen ihnen eine Verbindung hergestellt wird. Trotzdem also, dass die Blattspuren als solche functionslos sind, wird ihre Rissstelle dennoch ausgefüllt und zwar durch leitungsfähiges Gewebe, welches eine markstrahlenähnliche Structur besitzt. Vielleicht übernehmen somit die Blattspuren die Function von Markstrahlen, wenn sie ihre Bedeutung als leitende Organe für die Blätter verloren haben.

Figuren-Erklärung.

Die den Figuren der Tafeln XIII und XIV beigefügten Buchstaben a und i dienen zur Orientirung in Bezug auf das Stammäussere (—a—) und das Stamminnere (—i—). Die Querschnitts-Figuren der Tafeln XV und XVI liegen so, dass ihr der Rinde zugekehrter Theil im Bilde der obere ist.

Tafel XIII.

Fig. 1—4. Querschnitte. Radialreihen aus dem Verdickungsringe von Dracaena Draco. Die in Fig. 4 beiderseits befindlichen Paare von Pfeilen geben die Richtung an, in der man fortschreiten musste, um in den Nachbarreihen auf die nach aussen resp. nach innen gelegene Grenze einer Gefässbündelanlage zu stossen. Vergl. Text S. 310.

Fig. 5—7. Querschnitte. Radialreihen aus dem Verdickungsringe von Yucca. Vergrösserung: Fig. 6 : 140; Fig. 7 : 175.

Tafel XIV.

Fig. 8—11. Querschnitte. Radialreihen resp. Theile aus dem Verdickungsringe von Yucca. Vergrösserung: Fig. 8 : 140; Fig. 11 : 180.

Fig. 12. Querschnitt. Theil des Verdickungsringes. von Dracaena Draco. Vergrösserung: 130.

Fig. 13. Cordyline indivisa. Querschnitt. Theil des Verdickungsringes (mit einer in der Anlage begriffenen radialen Anastomose). Vergrösserung: 130.

Fig. 14. Aloë soccotrina. Querschnitt. Stück aus dem Verdickungsringe. Vergrösserung: 130.

Tafel XV.

Fig. 15. Yucca. Querschnitt. Ein halb ausgebildetes secundäres Gefässbündel mit einzelnen fertigen Tracheiden. Vergrösserung: 400.

Fig. 16. Yucca. Querschnitt. Primäres Gefässbündel (Blattspurstrang) mit Tracheiden. Vergrösserung: 240.

Fig. 17. Yucca. Querschnitt. Secundäres Gefässbündel. Vergrösserung: 390.

Fig. 18. Yucca. Querschnitt. Halb ausgebildetes secundäres Gefässbündel.

Fig. 19. Yucca. Querschnitt. Anlage eines secundären Gefässbündels mit einer fertigen Tracheide. Vergrösserung: 350.

Tafel XVI.

Fig. 20—25. Yucca. Querschnitte. Gefässbündelanlagen und halb fertige Gefässbündel. Fig. 23 eine Anastomose darstellend.

Fig. 26 schematisirt. Yucca. Tangentialer Längsschnitt durch eine Gefässbündelanlage. Vergl. Text S. 337 und 338.

Fig. 27. Yucca. Drei junge Tracheiden (macerirt). Vergl. Text S. 339. Die Breite der Tracheiden ist der Deutlichkeit halber ein wenig übertrieben.

Fig. 28. Yucca. Eine ausgebildete Tracheide. Vergl. Text S. 325 Anm.

Blüthenmorphologische Studien.

Von

Karl Schumann,
Custos am königl. bot. Museum zu Berlin.

Hierzu Tafel XVII.

I. Die obdiplostemonen Blüthen.

Einleitung.

Nachdem Schwendener in seinem so bedeutungsvollen Werke über die Blattstellung den vegetativen Spross erledigt hat, geht er noch auf den Blüthenspross der Angiospermen ein. In der Einleitung spricht er den Satz aus, dass der letztere durch eine allmälige Metamorphose aus dem ersteren hervorgegangen sein müsse. Denn allein durch diese Annahme könne verstanden werden, dass die Stellungsverhältnisse der Blüthenorgane so vielfach denen gleich sind, welche der vegetative Spross bietet. In andern Fällen haben sie allerdings durch den Abort, intercalare Sprossungen, durch Schwankungen in den relativen Grössenverhältnissen der Organe durch Verwachsungen und Verzweigungen, sowie endlich durch die Zygomorphie — Störungen, die sich an dem Laubsprosse entweder gar nicht, oder in viel unerheblicherem Maasse vorfinden — beträchtliche Veränderungen erfahren. Schwendener behandelt diesen Gegenstand nach allen Richtungen, und obschon er vor ihm in seinem Sinne kaum in Angriff genommen worden war, nahezu erschöpfend. Die Grundlagen, deren er sich zu seinen Untersuchungen bedient,

sind im Gegensatze mit dem ersten Theile seiner Arbeit zu einem erheblichem Theile der damals vorliegenden Litteratur entnommen. Manche der angegebenen Verhältnisse sind nach unserem gegenwärtigen Wissen nicht ganz mit der Natur übereinstimmend, andere nicht immer genau verbürgt. Mir schien es deshalb nothwendig, durch ein erneutes Studium der Blüthenentwickelung, immer unter Berücksichtigung der Contacterscheinungen, diese früheren Angaben zu prüfen. Wir besitzen eine ziemlich grosse Zahl von Untersuchungen über die Art und Weise, wie sich die Blüthen ausbilden. Man hat aber bis jetzt diese Körper nur für sich studirt, niemals im Zusammenhange mit denjenigen Organen, von welchen sie zur Zeit der Entstehung berührt werden. Gerade aber der Contact muss nach Schwendener's Beobachtung von einer ausserordentlichen Wichtigkeit für die Anlage von Neubildungen sein.

Ich habe die Absicht, die Resultate meiner Untersuchungen, welche sich über einen erheblichen Bruchtheil der bei uns cultivirten und im Freien vorkommenden Pflanzenfamilien erstrecken, in mehreren Aufsätzen bekannt zu machen. Der gegenwärtig vorliegende soll sich mit den Stellungsverhältnissen beschäftigen, welche die obdiplostemonen Blüthen bieten. Ich werde natürlich nicht umhin können, auch andere ähnliche, aber doch abweichende Blüthen zu behandeln; dabei hege ich die Hoffnung, dass noch einige Schlussfolgerungen über die Stellung von gewissen Organen der Blüthen, die mit jenen weniger gemein haben, von Interesse sein werden.

Ehe ich indess zu meinem engeren Thema übergehe, will ich noch einige Bemerkungen vorausschicken. Ich stimme mit Schwendener nicht vollkommen in der Annahme überein, dass die von ihm erwähnten Störungen in dem Maasse, wie er meint, die ursprünglichen Stellungsverhältnisse der Cyklenglieder einer Blüthe beeinflussen können. Die Frage über den Abort ist wohl eine der schwierigsten in der ganzen Morphologie der Blüthen, und kann eigentlich nur mit Aufwand eines sehr umfangreichen Erläuterungsmateriales einigermaassen befriedigend erörtert werden. So viel ist wohl sicher, dass man mit der Annahme desselben viel zu bereitwillig gewesen ist, und ich kann schon jetzt behaupten, dass z. B. die Stellung der Kelchblätter oft von ganz anderen Factoren bedingt wird, als von theoretisch zu ergänzenden abortirten Vorblättern.

Im Allgemeinen wird man sagen können, dass dann, wenn die Glieder vollständig abortirt sind, wenn man also vom Ablaste sprechen kann, die real nicht existirenden Organe auch keine Contactwirkung hervorrufen werden. Dabei ist allerdings zu erwägen, dass die Ansicht Schwendener's sehr beherzigenswerth ist, derzufolge eine Zelle, welche unter ihren sich vermehrenden Genossen nicht theilungsfähig ist, als ein Hemmungskörper, als ein Ausweichstein, wie mir der genannte Autor mündlich sie bezeichnete, functionirend gedacht werden kann. Er drückt dieses Verhältniss sehr treffend durch folgende Worte aus: „Wir begreifen, dass die nämlichen Kräfte, welche die allmälige Verkümmerung der Organe verursachten, auch auf dieser letzten Stufe noch wirksam sein müssen. Es ist somit auch jetzt noch etwas Reelles, was den betreffenden Punkt unfähig macht, das Bildungscentrum eines Organes zu werden, es ist ein mechanischer Factor im Spiele, nicht blos ein idealer Plan.“ Ueberdies habe ich Gelegenheit gehabt, an nicht wenigen Blüthen die vermeintlichen abortirten Glieder in der ersten Anlage und einmal darauf aufmerksam geworden, auch in der entwickelten Gestalt noch deutlich nachzuweisen. Dies gilt z. B. von den Staubgefässen in den weiblichen Blüthen von Melandryum album und Myriophyllum, von dem abortirten inneren Perigon- und Staminalkreis von Triglochin Montevidensis Ch. et Schl., von dem fünften Staubgefäss bei Linaria und der ganzen Gruppe der Acanthaceen, die mit Ruellia, Hemigraphis und Strobilanthes verwandt sind. Ausserdem dürfte das Auftreten der Zygomorphie von nicht geringer Bedeutung sein. Die Angelegenheit über den Abortus wird also sehr vorsichtig von Fall zu Fall abgeschätzt werden müssen und bedarf einer erneuten, durchaus auf der Entwickelungsgeschichte basirten Untersuchung, die stets den Contact der benachbarten Organe im Auge behalten muss.

Nur wirklich real vorhandene Körper sind sonst im Stande, in einen Contact mit dem Vegetationskegel zu treten, der im Begriff ist, neue Glieder anzulegen. Sind die Körper nur vorgestellte, theoretisch in die Blüthe hineinconstruirte, so ist eine ursächliche Beeinflussung der folgenden Glieder ausgeschlossen. Ich werde unten Gelegenheit haben, auf einige solche, für die Blüthenmorphologie höchst wichtige Fälle zurückzukommen.

Der Einfluss der intercalaren Sprossungen ist in vollem Umfange berechtigt anzuerkennen, wenn sich auch bei einzelnen Blüthen die Annahme interponirter Blattcyklen als irrthümlich herausgestellt hat. Nicht minder ist das Schwanken im relativen Grössenverhältnisse der Organe von erheblicher Bedeutung für den Bau der Blüthen.

Dagegen kann ich den Verwachsungen und Verzweigungen der Glieder keine so grosse Bedeutung beimessen. Zur Zeit, da dieselben angelegt werden, wird nämlich in der Regel weder von dem ersten noch von dem zweiten Processe etwas wahrgenommen. Diese Veränderungen gehen vielmehr, besonders was die Verwachsung anbetrifft, erst in einem relativ älteren Stadium, nachdem alle Organe bereits erschienen sind, vor sich. Ist also auch das spätere Gesicht der Blüthe oft ausserordentlich verändert, so wird doch durch die erwähnten Vorgänge im Ganzen in der Disposition der Cyklenglieder keine Störung hervorgebracht. Die Verzweigung der Staubgefässe, die hier hauptsächlich in Betracht kommt und die allerdings zuweilen schon weitgehend erfolgt sein kann, ehe die Carpiden sich ausgliedern, geht doch so vor sich, dass nur der Gipfel des Staubgefässprimordiums als Contactkörper fungirt, während die Glieder der Phalangen von dem Fruchtknoten abgewendet nach aussen gekehrt sind.

Von der allergrössten Bedeutung dagegen ist die zygomorphe Entwickelung der Blüthen und ich möchte geradezu die so beschaffenen den actinomorphen schroff gegenüberstellen. Der symmetrische Verlauf der Contactlinien auf der rechten und linken Seite der Halbirungsebene, welcher eine Anordnung der Glieder analog der der Fischschuppen hervorbringt, ist bei den actinomorphen Blüthen und den vegetativen Sprossen ohne Beispiel. Deswegen ist es auch ein falsches Princip, wenn man versucht hat, solche Blüthen auf die spiral gebauten zurückzuführen, sofern man wirklich unter der genetischen Spirale die Anlagefolge der Organe versteht. Wenn z. B. bei den Labiaten das s^1 von dem Tragblatte abgewendet und darauf folgend in absteigender Reihe die zwei Paare der Kelchblätter s^2—s^5 entstehen, so vermag ich nicht einzusehen, warum das median hintere als das zweite aufgefasst werden soll, wie dies von Seiten der formalen Morphologen geschieht. Diese Stellung durch Metatopie erklären wollen, heisst doch nichts anderes, als für Umstellungen ein

Wort fremder Zunge setzen. Ein solcher Wechsel kann aber nimmer eine Erklärung geben.

Die zygomorphen Blüthen sind einander durchaus nicht alle gleichwerthig. Meine Beobachtungen haben mich gelehrt, dass dieselben von sehr verschiedenem Range sind. Einige grosse Pflanzengruppen, ganze Familien haben Blüthen, die vom Kelch an zygomorph gebaut sind. Hierher gehören die sämmtlichen Papilionaceen und Labiaten; aber auch einzelne Gattungen von Familien, die sich nicht gleichmässig verhalten, weisen eine solche Anlage auf, wie z. B. die Gattung Calceolaria und Veronica unter den Scrophulariaceen; selbst an demselben Blüthenstand einer Art können normal solche Blüthen, die ich zygomorph vom ersten Kreise nenne, mit anders gebauten vorkommen. Diese Verschiedenheit findet sich z. B. bei Adoxa, wo die Terminalblüthen so gebaut sind, dass sie gewöhnlich actinomorph genannt werden[1]), die Lateralblüthen aber zygomorph sind.

Solche Blüthen, bei denen der Kelch spiralig, also actinomorph angelegt wird, die drei übrigen Kreise aber zygomorph ausgegliedert werden, beobachtet man ebenfalls bei den Scrophulariaceen: Linaria, Antirrhinum, Lophospermum sind Beispiele hierfür, so weit meine Erfahrung reicht. Ich nenne sie zygomorphe Blüthen vom zweiten Kreise.

Für das Verhältniss, nach dem erst die Staubgefässe die Zygomorphie einleiten, habe ich nur eine Gattung kennen gelernt und zwar Browallia, eine Solanacee; indess dürften unter den verwandten Geschlechtern mit zygomorphen Blüthen deren noch mehr zu finden sein. Sie sollen zygomorphe Blüthen vom dritten Kreise genannt werden.

Die letzte Gruppe der zygomorphen Blüthen vom vierten Kreise scheinen sehr wenig verbreitet zu sein. Mir sind nur gewisse Arten von Cassia mit eigenthümlicher Orientirung der Blüthen zu der Mediane des Tragblattes dafür bekannt geworden. Ueberdies konnte ich hier die Entwickelung nur an getrocknetem und aufgeweichtem

---

1) Die geringe Streckung des Blüthenbodens in einer Richtung wird gegenwärtig hier ebenso wenig wie in anderen Fällen in Betracht gezogen, so dass man etwa diese Blüthen von den actinomorphen ausschlösse.



Materiale verfolgen, so dass diese Untersuchungen noch einer weiteren Prüfung bedürfen.

Endlich giebt es noch eine Reihe von Gewächsen, auf deren Vorhandensein bereits Noll aufmerksam gemacht hat, deren Blüthen dadurch ausgezeichnet sind, dass die Anlage ihrer sämmtlichen Glieder ganz nach der Art von actinomorphen Blüthen geschieht, die also nur durch die ungleiche Wachsthumszunahme ihrer Organe zygomorph werden. Zu ihnen gehören die strahlenden Blüthen der Umbelliferen, einige Onagraceen, Commelynaceen u. s. w. Diese Blüthen verhalten sich gegenüber den Einflüssen, welche die Aufhängungsweise der zygomorphen bedingen, wenigstens theilweise indifferent, stimmen also nach dieser Richtung mit den actinomorphen überein.

Es handelte sich zunächst darum, die wirkenden Ursachen des abweichenden Baues der zygomorphen Blüthen zu ermitteln. Ich fand, dass die Primordien derselben von denen der actinomorphen Blüthen wesentlich der Gestalt nach abweichen. Der Blüthenboden der letzteren stellt in der Regel eine Fläche dar, welche mehr oder weniger vollkommen von einem Kreise begrenzt wird. Er steht dabei vollkommen horizontal. Seltener ist das Primordium transversal gestreckt, wie es sich bei Meionectes, einer australischen Haloragidacee, bei Callitriche und den Gipfelblüthen von Adoxa findet. Das Primordium aller zygomorpher Blüthen wird von dem Punkte an, wo die Zygomorphie auftritt, an der einen Seite emporgehoben (Taf. XVII, Fig. 1). Der Ort der Erhebung ist ein ganz bestimmter. Bei reinen Axillarblüthen liegt er ausnahmslos in der Mediane des Tragblattes entweder vorn auf dasselbe oder hinten nach der Axe zu gewendet. In Wickelblüthen dagegen geht die Ebene, in der der höchste Punkt des Primordiums liegt, nicht durch das Tragblatt, sondern fällt mehr oder weniger parallel mit der Halbirungsfläche zusammen, welche den Blüthenstand in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Offenbar ist diese Erhebung das Resultat eines einseitig geförderten und nach der entgegengesetzten Seite sich allmälig vermindernden Wachsthumsvorganges. Durch denselben wird die Oberfläche des Primordiums abschüssig. Zugleich mit ihm erfolgt auch eine Streckung der jugendlichen Anlage in der Richtung der Axe, welche den höchsten und niedrigsten Punkt des Primordiums

verbindet, der Blüthenboden wird elliptisch. Die Anlage der Cyklenglieder geschieht nun symmetrisch, für jedes Paar auf gleicher Höhe simultan, und zwar meist in absteigender Folge, wodurch die eigenthümlichen Contactlinien, welche Schwendener so treffend mit denen der Fischschuppen vergleicht, bedingt werden. Auf dem Gipfel des Primordiums entsteht regelmässig ein einziges Organ, seltener wird auch, wie bei Calceolaria, die tiefste Stelle nur von einem eingenommen; meist treten sie hier, wie in der Mitte immer, paarig auf.

Die Schiefe der Insertionsfläche zygomorpher Blüthen bleibt bis zum Aufblühen derselben sehr deutlich erhalten. Macht man einen Längsschnitt durch dieselbe, so ist sie immer sehr auffällig. Ebenso kann auch die gerade Aufsetzung der Insertionsfläche an actinomorphen Blüthen stets nachgewiesen werden. Interessant ist es, nach dieser Hinsicht die zygomorphen Seitenblüthen von Linaria (Fig. 3), mit den gelegentlich vorkommenden actinomorphen Endblüthen, den Pelorien (Fig. 2), zu vergleichen, wo der Unterschied des Blüthenbodens an derselben Pflanzenart leicht demonstrirt werden kann.

Wenn ich die nächste Ursache der Zygomorphie in dem Abfall des Blüthenbodens zu sehen glaube, so ist damit die Begründung der Entstehung der Zygomorphie natürlich nicht erschöpft, sondern die Frage nach der mechanischen Causalität nur um eine Etappe weiter nach rückwärts verschoben. Warum in dem Primordium ein einseitig gefördertes Wachsthum eintritt, ist vorläufig noch nicht genügend ergründet[1]).

Um den Einfluss des Contactes auf die Stellung der Cyklenglieder zu untersuchen, muss ich der complicirten Verhältnisse wegen von der weiteren Prüfung der zygomorphen Blüthen vorläufig Abstand nehmen und mich auf die actinomorphen Blüthen beschränken. Indess auch hier soll nur ein ganz bestimmter Fall in's Auge gefasst

1) Vöchting hat in einer höchst interessanten und wichtigen Arbeit die Frage über die Ursache der Zygomorphie behandelt (Pringsheim's Jahrb. XVII. 297 ff.). Aus dem Verzeichnisse der von ihm studirten Pflanzen sehe ich aber, dass er nur solche Blüthen zu seinen experimentellen Untersuchungen verwandt hat, welche Noll bereits als unwesentlich-zygomorph bezeichnet hat: nur hinsichtlich der Cactacee Epiphyllum bin ich im Zweifel, glaube aber, dass auch sie nach meinen Beobachtungen an anderen Geschlechtern dieser Familie von gleicher Beschaffenheit wie die übrigen ist.

werden. Ich werde nur solche Blüthen untersuchen, die in allen Cyklen eine gleiche Gliederzahl besitzen, die also isomer sind. Liegen nur tetracyklische Blüthen vor, die aus Kelch, Blumenkrone, einem Staubgefässe und einem Carpidenkreise aufgebaut werden, so findet man die einfachsten Verhältnisse stetiger Alternanz; ausgenommen sind nur die Blüthen, bei denen Staubgefässe und Blumenblätter in directer Opposition stehen. Die ursächliche Begründung dieser sogenannten abnormen Stellung soll unten versucht werden. Ein viel grösseres Interesse bieten diejenigen Blüthen, welche zwei Staubgefässkreise besitzen, und diese sollen im Folgenden zunächst allein berücksichtigt werden. Die heteromeren Blüthen, bei denen meist die Carpidenzahl gegenüber der der übrigen Cyklenglieder reducirt erscheint, sollen eine spätere Besprechung erfahren.

A. Die Verbreitung obdiplostemoner Blüthen.

Unter obdiplostemonen Blüthen versteht man bekanntlich solche, bei denen ein doppelter Staminalkreis vorhanden ist und die Carpiden den Kronstaubgefässen opponirt sind. Wechseln dagegen die Glieder des Fruchtknotens mit den vor den Petalen stehenden Staubgefässen, stehen also die Carpiden gegenüber den Kelchblättern, so nennt man die Blüthen diplostemon.

Was das Vorkommen anbetrifft, so sind die obdiplostemonen Blüthen innerhalb der Polypetalen ziemlich weit verbreitet. Unter den Monopetalen hat man eine Reihe ganz besonders mit dem Namen der Obdiplostemones belegt; sie umfasst nur eine Ordnung: die Bicornes. Ein doppelter Staminalkreis findet sich in dieser Unterabtheilung des Gewächsreiches klar ausgesprochen nur noch bei den Diospyrinae; weniger deutlich, da der zweite nur in der Form von Schüppchen auftritt, begegnet er bei den Primulinae: in beiden Ordnungen sind mir aber obdiplostemone Blüthen nicht bekannt. Dabei ist aber die Möglichkeit, dass deren noch unter den Sapotaceen beobachtet werden könnten, nicht ausgeschlossen, da diese sehr formenreiche Familie noch nicht genügend, besonders in den ostasiatischen Gattungen, untersucht ist.

In der Unterabtheilung der Polypetalen zeigen folgende Familien Gattungen mit Blüthen obdiplostemonen Baues: Bixaceen, Caryophyllaceen, Malvaceen, Sterculiaceen, Geraniaceen, Oxalidaceen, Linaceen, Zygophyllaceen, Rutaceen, Aurantiaceen, Meliaceen, Simarubaceen, Burseraceen, Anacardiaceen, Crassulaceen, Francoaceen, Onagraceen, Haloragidaceen, Lythraceen. Unter den Monocotyledonen scheint diese Art von Blüthen überhaupt zu fehlen, nur bei den Zingiberaceen werden wir ein Verhältniss kennen lernen, das sich an die obdiplostemonen Blüthen anlehnt.

In den erwähnten Pflanzengruppen ist die Obdiplostemonie entweder durchgängig, so dass man keine Ausnahmen kennt, oder sie kommt nur gewissen grösseren Abtheilungen zu, oder sie tritt endlich in einzelnen Gattungen auf.

Damit eine Blüthe obdiplostemon sein kann, muss sie zwei Bedingungen erfüllen: Sie muss in allen Cyklen isomer sein und muss durchaus actinomorph angelegt sein. Die Isomerie ist so selbstverständlich, dass darüber nichts weiter zu sagen ist. Weniger ist auf den ersten Blick einleuchtend, dass die Anlage der Blüthe durchaus actinomorph sein soll, und doch steht diese Forderung mit der ersten Bedingung in einem engen Zusammenhange. Sobald nämlich eine Blüthe sich zygomorph entwickelt, tritt in den Gliedern der Cyklen regelmässig eine Reduction ein, wenn sich dieselbe auch nur auf den innersten Kreis erstrecken sollte. Dagegen scheinen nun die Wahrnehmungen an Dictamnus und Pelargonium zu sprechen. Ein solcher Einwurf wäre aber nicht gerechtfertigt, denn wenn auch die Blüthen dieser beiden diplostemonen Geschlechter zur Zeit der Anthese zygomorph sind, so liegt dieselbe doch nicht in der ursprünglichen Anlage, sondern ist erst später durch ein ungleiches Wachsthum der Organe erworben.

Die Blüthen bleiben auch dann oft obdiplostemon, wenn an Stelle des einen Staminalkreises ein Cyklus von Staminodien eintritt, oder wenn an dem Orte, der gewöhnlich nur einem Staubgefässe Raum gewährt, ein Bündel dieser Organe sich befindet, das aus einem einzelnen Primordium entstanden ist.

Die Isomerie der Blüthencyklen, sowie die Actinomorphie der Blüthe sind aber nicht zwingend für die Ausbildung der obdiplostemonen Blüthen. Es giebt zunächst Ordnungen, in denen obdiplostemone

Familien mit solchen sich mischen, die diplostemone Blüthen besitzen. Ein längst bekanntes Beispiel hierfür sind die Gruinales, wo die Limnanthaceen, neben den echt obdiplostemonen Geraniaceen und Linaceen, ihren nächsten Verwandten, eine Carpidenstellung besitzen, die sie als diplostemone Pflanzen kennzeichnet. Ebenso hat die Gattung Coriaria ganz gleiche Verhältnisse in der Anordnung der Fruchtblätter. Wenn nun auch die Stellung dieser interessanten Gattung noch controvers sein kann, so hat doch Baillon sie direct und wie mir scheint passend den Terebinthinen angeschlossen.

Doch nicht blos in derselben Ordnung kommen derartige Wechselverhältnisse der Carpidenstellung vor, sie werden auch in derselben Familie beobachtet. Ich will in dieser Hinsicht besonders auf die Verschiedenheit bei den Steruliaceen aufmerksam machen. Die meisten Tribus dieser Gruppe haben echt obdiplostemone Blüthen, so z. B. ganz ausnahmslos die Büttnerieen. Hier sind nur insofern Mannigfaltigkeiten vorhanden, als stets nur ein Staminalkreis und zwar der der Kronstaubgefässe fertil ist, während die Kelchstaubgefässe staminodial entwickelt sind. An Stelle eines Staubgefässes vor den Blumenblättern können auch Paare oder Drillinge auftreten, wie Theobroma und Guazuma zeigen, oder es können mehrzählige Complexe von Antheren vorkommen, z. B. bei Abroma u. s. w. Wie dem aber auch sein mag, in allen Fällen stehen die in der Fünfzahl vorhandenen Carpiden gegenüber den Blumenblättern. Das Gleiche gilt von den Helictereen, nur dass hier niemals einzelne Staubgefässoe gesehen werden, sondern mindestens Paare (Helicteres), meist indess höhere Verbindungen vorkommen. Eine Tribus macht aber, wie ich früher schon gezeigt habe, in der ganzen aus sieben Tribus bestehenden Familie eine Ausnahme: die Dombeyeen. Bei ihnen stehen die Carpiden mit den Staminalbündeln, welche die Stelle eines Staubgefässes einnehmen, immer in Alternanz. Gehe ich nun über zu dem Carpidenwechsel in einer nächst niederen Abtheilung des Gewächsreiches, so liefert dieselbe Familie ein recht gutes Beispiel. Die Tribus der Hermannieen umfasst von isomeren Gewächsen zwei Gattungen: Melochia und Hermannia. Beide lassen sich aber dadurch unterscheiden, dass die letzte episepale, die erste epipetale Carpiden besitzt.

Den gleichen Carpidenwechsel finden wir ferner in den Tribus

der Caryophyllaceen. Unter den Alsineen sind Cerastium und Malachium durch diesen Charakter getrennt, und nicht minder sind Lychnis und Agrostemma nach der gleichen Richtung hin verschieden. Es kommt aber sehr darauf an, welchen Werth man der Stellung der Fruchtblätter beimisst, ob man nicht gar in dem letzten Falle bereits dafür ein Beispiel sehen will, dass eine Verschiedenheit der Carpidenstellung in derselben Gattung gefunden werden kann. Bentham hat in den Genera plantarum Agrostemma zu Lychnis gezogen. Er legt, wie er an mehreren Orten angiebt, auf die Stellung der Fruchtblätter kein besonderes Gewicht, zum Theil aus dem sehr schwachen Grunde, dass dieselbe nicht leicht zu ermitteln sei. Ist man geneigt, dem in Rede stehenden Merkmale eine erheblichere Bedeutung beizumessen, so wird man natürlich Lychnis von Agrostemma trennen und man wird für die letztere das Gattungsrecht leicht vertheidigen können.

Bei der Gattung Pavonia habe ich beide Verhältnisse wahrgenommen: Pavonia spinifex L., P. typhalia Cav., P. nemoralis St. Hil. et Naud., P. glechomifolia Grcke haben epipetale, P. urens Cav., P. Schimperiana Hochst., P. hirsuta Guillem. et Perrott. dagegen episepale Carpiden. Wollte man aber die Gattung auf Grund dieses Merkmales in zwei gleichwerthige Geschlechter zerspalten, so würde man zu wenig natürlichen Formenkreisen gelangen, ja selbst für eine Gliederung in Sectionen ist dieser Charakter nicht zu verwenden, da man mit den natürlichen Gruppen, welche man in der Gattung nach anderen Gesichtspunkten aufzustellen vermag, in entschiedenen Widerspruch geräth.

Ziehe ich endlich in Betracht, dass sogar bei derselben Art die Disposition des Carpidencyklus verschieden sein kann, so muss man mit Recht wohl daran Zweifel hegen, dass dieselbe einen festen und typisch inhärenten Gruppen-Charakter darstellt. Eine Pflanzenart, welche verschiedene Stellung der Fruchtblätter aufweist, kann selbstredend nur diclinisch sein. Die Trennung der Geschlechter darf ferner nicht bis zum vollkommnen Abort der Fruchtblätter in der männlichen Blüthe fortgeschritten sein, es müssen vielmehr in dieser noch Stilodien existiren. Mir ist bis jetzt nur ein solcher Fall bekannt, nämlich Rhodiola rosea L. Die männliche Blüthe besitzt einen Kelch, bestehend aus zwei decussirten Blattpaaren, abwechselnd mit ihm

liegen vier Blumenblätter, dann folgen zwei Kreise von Staubgefässen, den Petalen gegenüber liegen endlich vier sterile Carpidenrudimente. Die weibliche Blüthe weist bezüglich Kelch und Krone dieselben Glieder auf; die Staubgefässe fehlen indess gänzlich und die fruchtbaren Carpiden sind nach den Kelchblättern zu gerichtet.

B. Die theoretische Interpretation der obdiplostemonen Blüthen.

Von den Begründern der deutschen morphologischen Schule von Braun und Schimper wurde bekanntlich das Theorem aufgestellt, dass in einer Blüthe die regelmässige Alternanz der Cyklenglieder angenommen werden müsse. Dieser Satz hat sich eine so allgemeine Geltung verschafft, dass Eichler in den Blüthendiagrammen[1]) folgenden Ausspruch that: „So allgemein ist in der That jene Regel, dass ich eine Blüthe, in der noch superponirte Quirle angenommen werden, nicht für erklärt halten kann.“ Celakovsky[2]), ohne Zweifel gegenwärtig der bedeutendste Vertreter der vergleichenden Richtung, hat dieser These vollinhaltlich zugestimmt.

Betrachten wir uns nun das Diagramm einer obdiplostemonen Blüthe, wie wir es nach der realen Beobachtung etwa an einer Sedum-Art construiren, so sehen wir zunächst einen quincuncialen, wie so oft nach $^3/_5$ gestellten Kelch[3]), mit diesem wechselnd eine fünfgliedrige Corolle, dann einen äusseren Staminalkreis, dessen Glieder den Kelchblättern, einen inneren, dessen Theile den Kronenblättern gegenüberstehen, und endlich direct vor diesen die Carpiden. Neben diesem Arrangement der Staubgefässe giebt es aber auch Fälle, wo der erste Staubgefässkreis nicht mit den Blumenblättern wechselt, sondern ihnen gegenübersteht, z. B. bei Oxalis, wie man besonders an Knospen, in denen die basale Verwachsung zu einem Staminaltubus noch nicht eingetreten ist, deutlich sieht.

---

1) Eichler's Blüthendiagramme, I, 11.

2) Celakovsky in Flora 1875, Separatabdr. p. 3.

3) Ich sehe hier von gewissen Abweichungen in der Kelchstellung ab, die ich in einem späteren Aufsatze besprechen werde.

Mögen die episepalen oder die epipetalen Staubgefässe aussen stehen, eine Störung der Alternanz muss sich immer offenbaren. In den Pflanzen, welche die epipetalen Staubgefässe weiter nach innen gerückt haben, liegt sie in der Stellung dieser und der der Carpiden. Bei denen, welche die epipetalen Staubgefässe weiter von dem Centrum entfernt angeheftet zeigen als die episepalen, ist eine directe Gegenüberstellung zwischen Blumenblättern und den epipetalen Staubgefässen vorhanden. Diese sogenannte Stellungsanomalie zu erklären sind die verschiedensten Versuche gemacht worden. Es könnte zweckmässig erscheinen, dieselben in chronologischer Folge aufzuzählen; ich möchte aber lieber die verwandten Deutungen im Zusammenhang behandeln und sehe deshalb von der erwähnten Anordnung ab. Zuerst will ich die Braun'sche[1]) Interpretation besprechen. Er ging, indem er von den beiden soeben erwähnten Verschiedenheiten der directen Gegenüberstellung der Organe keine Notiz nahm, von dem Gedanken aus, dass in den obdiplostemonen Blüthen dem Grundplane nach noch ein Kreis eingeschoben werden müsste, den er für eine zweite Krone hielt. Der epipetale Staminalkreis war ihm dann der äussere, der episepale der innere. Die Andeutung jenes theoretischen Ergänzungskreises glaubte er in kleinen Schüppchen zu erkennen, welche sich zuweilen (bei den Linaceen und Geraniaceen) am Grunde der episepalen Staubgefässe vorfinden. Eichler hat indess mit Recht darauf hingewiesen, dass in nicht allzu seltenen Fällen auch die Kronstaubgefässe solche Schüppchen besitzen, und dass sie nicht entwickelt sind, wenn die Nectarsecretion, welche sie gewöhnlich übernehmen, von anderen Organen, wie z. B. von dem Sporn der Pelargonien, besorgt wird.

K. Schimper[2]) hat dieser Meinung Braun's nicht beigestimmt, sondern hat vielmehr die Gegenüberstellung der betreffenden Organe dadurch zu erklären versucht, dass bei den beiden Cyklen die Prosenthese ausgefallen wäre.

Eine andere Ansicht hatte vorher schon St. Hilaire[3]) entwickelt. Er als einer der entschiedensten Anhänger des Dédoublements

1) Braun, Verjüngung.
2) Schimper in Geiger's Magazin für Pharmacie, 1835, p. 85.
3) St. Hilaire, Morphologie végétale.

vertrat die Meinung, dass der epipetale Kreis der Staubgefässe überhaupt nicht als ein besonderer Cyklus zu betrachten, sondern dass er mit den Petalen zusammen als ein solcher aufzufassen wäre. Die Staubgefässe hätten sich aus einem gemeinsamen Grundkörper nach innen zu, die Blumenblätter nach aussen abgespalten. Ein Blick auf das Diagramm lehrt, dass mit dieser Annahme in der That die regelmässige Alternanz der Cyklen in den obdiplostemonen Blüthen gewahrt wird. Diese Ansicht ist insofern für die Gegenwart von einiger Bedeutung gewesen, als Eichler[1]) sie, wenn auch nicht ohne eine gewisse Reserve, im Ganzen angenommen und durch eine Reihe von analogen Erscheinungen zu stützen versucht hat. Neben solchen Vorkommen wie die Nebenkronen von Silene, Narcissus etc. schienen ihm entsprechende Darstellungen von Payer, sowie Barcianu's Untersuchungen an Epilobium und Oenothera, ferner Füllungen an Fuchsia, besonders aber der Umstand bemerkenswerth, dass die Blumenblätter zuweilen mit den epipetalen Staubgefässen eine Strecke verwachsen sind. Später[2]) hat er indess diese Meinung zurückgezogen.

Man hat ferner die Stellung der Cyklen in den obdiplostemonen Blüthen dadurch zu erklären versucht, dass man Intercalationen annahm, von denen man meinte, dass sie die Anordnung der vorhandenen Glieder nicht stören könnten[3]). Es muss hier vorausgeschickt werden, dass die Autoren, welche derartige Einschaltungen beobachteten, sie nicht immer in unserem Sinne, also zur Interpretation der obdiplostemonen Blüthen, verwendet haben. Namentlich gilt dies von Hofmeister und Sachs, sie haben nur die Thatsachen zu constatiren unternommen, die Benutzung derselben für die Erklärung ist dann erst von anderer Seite geschehen.

Der Intercalationen wurden zweierlei nachgewiesen. Hofmeister gab an, dass bei Hypericum calycinum[4]) und hircinum sich zuerst ein Wirtel von fünf Kelchblättern bildete, dann entstände ein damit wechselnder Kreis von Staubblattanlagen. Erst später gliederten sich die Blumenblätter aus, unterhalb jeden Staubblattes eins. Bei den

1) Eichler, Blüthendiagramme, I, 337.
2) Daselbst II, p. XVIII.
3) Daselbst I, 52.
4) Hofmeister, Allgemeine Morphologie, 467.

Oxalidaceen, Geraniaceen und Zygophyllaceen würden dagegen zuerst die Blumenblätter gebildet, dann der episepale Staubblattkreis. Zwischen dessen Gliedern und den Kronenblättern würde hierauf ein neuer fünfgliedriger Blattkreis eingeschaltet, der sich bei Oxalis, Geranium, Pelargonium, Tribulus zu Staubblättern, bei Erodium zu schmalen, blumenblattähnlichen Bildungen entwickelte.

Pfeffer[1]) hat später den Hofmeister'schen Gedankengang noch weiter verfolgt und für die Primulaceen und muthmaasslich die Plumbaginaceen eine ähnliche Intercalation von Blumenblättern nachgewiesen. In seiner Schrift gab er auch an, dass eine gleiche Entstehungsweise ihm für die Hypericaceen nach den Beobachtungen an Androsaemum Rugellianum so gut wie gewiss geworden ist; er vermuthete aber auch, was hier von besonderem Interesse ist, dass sich die Hermannieen und Lasiopetaleen ebenso verhalten dürften.

Sachs hat die Hofmeister'sche Beobachtung der Intercalation des epipetalen Staubgefässkreises nicht erheblich erweitert; er meinte nur, die ursprünglichen Kelchstaubgefässe und die intercalirten bildeten einen einzigen Kreis, beide ständen auf gleicher Insertionshöhe, während Hofmeister die letzteren tiefer stehend ansah. Er giebt eine Abbildung der Entwickelung einer Dictamnusblüthe[2]), bei der in Fig. 6 der episepale Staminalkreis bereits ziemlich weit in der Ausbildung vorgeschritten ist, während von dem intercalirten „erst drei Glieder sichtbar sind“. Eine Aeusserung möchte ich noch hervorheben: „Ob die später entstehenden Stamina auf gleicher Höhe mit den ersten oder tiefer als diese hervortreten, richtet sich offenbar danach, wo bei den Formveränderungen des wachsenden Blüthenbodens gerade mehr Raum frei wird.“

Welche Art von Intercalation immer angenommen werden mag, so ist dieselbe stets für die Aufrechterhaltung der regelmässigen Alternanz sehr brauchbar. Wenn z. B. bei den Lasiopetaleen sich zuerst die Staubgefässprimordien zwischen den Sepalen ausbilden und dann als dorsale Wucherungen die Blumenblätter entstehen, so ist eine solche Einschiebung wohl im Stande, die hier zu Tage tretende Anomalie der Stellung zu beseitigen. Andererseits bringt die Inter-

1) Pfeffer in Pringsheim's Jahrb. VIII, 204.
2) Sachs' Lehrbuch 545, Fig. 388, p. 581, 585.

calation der Kronstamina das Missverhältniss zwischen der Stellung der Carpiden und den letzteren in Ordnung. Wenn aber Celakovsky bemerkt, dass hierdurch die acropetale Succession der wesentlichen Kreise nicht gestört wird, so kann ich dem nicht zustimmen, denn wenn auch ein Kreis eingeschaltet wird, so braucht er deshalb doch nicht unwesentlich zu sein. Ich meine die Petalen der Büttnerieen, zu welchen die von Payer als Beispiel für die Entwickelungsgeschichte der Lasiopetaleen gewählte Pflanze gehört, sind trotz der angenommenen oder wenigstens vermutheten Intercalation recht wesentliche Glieder der Blüthe, dasselbe gilt für die Hypericaceen.

Eine modificirte Form der Intercalation, die ausdrücklich zur Erklärung der obdiplostemonen Blüthen angenommen wurde, hat Dickson[1]) wahrscheinlich zu machen versucht. Dieser Gelehrte unterscheidet zwei Arten der Obdiplostemonie: eine wirkliche, für die er als Beispiel Lasiopetalum corylifolium (jetzt Rulingia corylifolia) citirt, und eine scheinbare, welche er bei den Geraniaceen erkennt. In der ersteren stehen die Carpiden abwechselnd mit den jüngsten Cyklengliedern, in vorliegendem Falle mit den Staminodien. Geranium dagegen hat die Carpiden mit den jüngsten Anlagen opponirt. Demgemäss hält er diesen letzten Kreis nicht für einen selbständigen Blattcyklus, sondern sieht darin eine Verwachsung von Stipularorganen der Kelchstaubgefässe. Er beruft sich dabei auf die Bildung des Aussenkelches von Fragaria und die Stipularverwachsungen bei den Rubiaceen und zieht ferner die Thatsache herbei, dass bei Monsonia vor den Petalen je ein Staubgefässpaar sich befindet, welches gewissermaassen die unveränderten Stipularbildungen darstellt. Den Einwurf, welcher etwa bei Malachium gemacht werden kann, dass diese Pflanze keine Stipeln besitzt, glaubt er dadurch widerlegen zu können, dass einmal bei Spergula und Lepigonium Interpetiolarstipeln zu beobachten seien und dass man andererseits die Uebereinstimmung zwischen Laubblättern und Staubblättern nicht weit treiben könne, denn es gäbe Pflanzen mit gespaltenen Laubblättern und einfachen Staubgefässen und umgekehrt.

1) Dickson, Sur les fleurs obdiplostemonées in Adansonia IV, 187 (ich kenne nur diese Uebersetzung des in den Transactions of the botanical society of Edinburgh VIII erschienenen Aufsatzes).

Obschon die Dickson'schen Schlussfolgerungen auf keine anderen Methoden gestützt sind, als sie sonst die vergleichende Morphologie billigt und anwendet, haben sie sich doch keiner besonderen Anerkennung zu rühmen gehabt. Eichler beseitigt sie mit den Worten: „Die Duplicität der Kronstaubfäden kann weder anatomisch, noch organogenetisch, noch auf vergleichendem Wege nachgewiesen werden.“

Von allen diesen Anschauungen ist nun die letzte, die mir noch zu besprechen übrig bleibt, ganz wesentlich verschieden. Die von Celakovsky[1]) mitgetheilte Erklärung der obdiplostemonen Blüthen culminirt in folgenden Punkten[2]): Die beiden Staubgefässkreise sind selbständige Blattquirle, und zwar ist der epipetale immer der zweite oder innerste, der nur unter Umständen durch Verschiebung nach aussen gerückt ist und so in die Insertionshöhe des ersten Kelchstaubgefässkreises oder noch weiter unter ihm zu stehen kommen kann. Weil sich in allen Familien mit obdiplostemonem Androeceum auch mehr oder weniger häufig die Staubgefässe auf gleicher Höhe oder auch echt diplostemone Stellungen finden, so meint Eichler[3]) mit Celakovsky in seiner späteren Auffassung der Frage, dass ein näherer Zusammenhang dieser verschiedenen Bildungen vorhanden sein müsse. Die Stellung der Carpiden in obdiplostemonen Blüthen wird nun nach Celakovsky dadurch bewirkt, dass[4]) „in Folge eines spontanen frühzeitigen und oft congenitalen Nachaussenrückens der Kronstaubgefässe über diesen freie Räume an dem Axenscheitel entstehen, welche nun den besten Platz für die Bildung der Carpelle abgeben, während bei unterbleibender Verschiebung der grössere Raum über den Kelchstaubgefässen ist.“ Eichler hat mit Recht dagegen die Bedenken erhoben, dass z. B. bei den Caryophyllaceen in verwandtschaftlich ganz benachbarten Gattungen bei gleicher Bildung des Androeceums episepale und epipetale Karpidenstellung vorkommt. Diese Erwägung hat Celakovsky auch gemacht und er-

1) Celakowski in Flora 1875.

2) Mir ist von der späteren Litteratur über diese Frage nur eine kleine Arbeit von Jordan (Oesterr. botanische Zeitschrift 1883, p. 253, 287) bekannt, welche keine eigenen Beobachtungen enthält.

3) Eichler, Blüthendiagramme II, p. XVIII.

4) Eichler, l. c. p. XIX.

klärt dieselbe auf folgende Weise[1]): „Wenn wir die Diplostemonie als den ursprünglichen Typus der Caryophyllaceen annehmen und später erst die Verschiebung des epipetalen Staubblattkreises eintreten lassen, so hat diese Verschiebung in den meisten Fällen den Uebergang der Carpelle in die epipetale Stellung zur Folge gehabt, sofern nämlich die episepale Stellung nicht erblich fixirt war. Es konnte aber eine Fixirung durch Vererbung eingetreten sein und dann konnte die Verschiebung der Staubgefässe ihre Wirkung nicht äussern.“

Ich habe die Celakovsky'sche Ansicht oben als grundsätzlich von allen bisher gegebenen Interpretationen der obdiplostemonen Blüthen verschieden bezeichnet. Der gemeinsame Charakter aller anderen Erklärungen liegt darin, dass sie die Stellungsanomalien, welche durch die Opposition zweier aufeinander folgender Cyklen vorzuliegen scheint, zu beseitigen suchen. Dies gilt nicht blos von dem Schaltkreise Braun's, sondern auch von der Annahme der Spaltung eines Primordiums. Die Unterscheidung von wesentlichen Cyklengliedern und minder wesentlichen Intercalationen läuft schliesslich ebenfalls auf nichts anderes heraus, als dass auf diesem Wege die regelmässige Alternanz erzielt wird. Auch Celakovsky hält an diesem formalen Schema fest, indem er für die normale Folge den Typus ansieht, in welchem die Kelchstaubgefässe einen äusseren, die Kronstaubgefässe einen inneren Cyklus bilden. Wenn Schimper dagegen einen Ausfall der Prosenthese annimmt, so umschreibt er nur die bestehenden Verhältnisse mit einem fremdländischen Worte, denn der Ausdruck bezeichnet eben nichts anderes, als dass zwei Kreise mit einander nicht abwechseln.

Nimmt nun Celakovsky, wie erwähnt, die Kelchstaubgefässe für den äusseren, die Kronstaubgefässe für den inneren Cyklus an, so ist seine Auffassung in dieser Beziehung idealistisch, die gewisser Interpretation bedarf, um für alle Fälle Geltung zu behalten. Durch die Einführung aber einer bestimmten Bewegung der epipetalen Staubgefässe, welche freie Räume schafft, in die wieder die Carpiden eintreten, bringt er ein neues mechanisches Moment in die Betrachtung der ganzen Sache. Die Frage ist seit Celakovsky nicht

1) Celakovsky, l. c. Separatabdruck p. 23.

mehr aufgenommen worden, ich kann überdies aus seinen Untersuchungen entnehmen, dass er seine Meinung nicht auf selbständige entwickelungsgeschichtliche Studien gegründet, sondern dass er nur die vorliegenden Beobachtungen, besonders Payer's Arbeiten benutzt hat. Wenn man aber selbst die Bilder prüft, welche entwickelungsgeschichtliche Präparate gewähren, so stellt sich manches Moment anders dar, als es von einem früheren Beobachter geschildert worden ist. Zudem können die Darstellungen Payer's nach den vielen neueren wiederholten Untersuchungen nicht mehr den Anspruch auf unbedingte Richtigkeit erheben, welchen man ihnen früher vielleicht zu bereitwilligst zugestanden hat. Deswegen hielt ich es für angemessen, die Beobachtungen über die Entstehung der obdiplostemonen Blüthen von Neuem und in möglichst umfassendem Maasse aufzunehmen, mit besonderer Berücksichtigung der Celakovsky'schen Vorstellung von der Verschiebung der epipetalen Staubgefässe, der dadurch bewirkten Carpidenstellung und der Alternanz und acropetalen Folge der Cyklenglieder.

C. Eigene Untersuchungen.

Ueber die Methode, welche allein die wünschenswerthe Klarheit in die Frage der Obdiplostemonie zu bringen im Stande ist, kann gegenwärtig kein Zweifel obwalten. Es handelt sich bei allen obdiplostemonen Blüthen um die Festsetzung des Ortes, wo die verschiedenen Blüthencyklen entstehen, und die unbedingt sichere Antwort auf diese Frage kann nur die Entwickelungsgeschichte geben. Wir würden, wenn genügende Merkmale in allen Fällen vorhanden wären, welche die Entstehungsfolge der Organe offenbarten, z. B. die directe Beobachtung der Insertionshöhe oder die Deckungsverhältnisse in der Knospenlage, von den immerhin sehr schwierigen und langwierigen Untersuchungen Abstand nehmen können und uns durch die sorgsame Beobachtung dieser genügen lassen dürfen. Wir finden aber unter diesen Blüthen eine ganze Reihe von Formen, wo zwei Kreise von Organen durch einen gemeinschaftlichen Tubus stamineus verbunden werden, wo sie also auf gleicher oder nahezu gleicher

Insertionshöhe sich befinden, wie z. B. bei den Büttnerieen, Helictereen, Oxalidaceen etc. etc. Bei den Oxalidaceen, Geraniaceen etc. giebt es zwar Deckungen von Staubgefässen, die einen Schluss auf die Entstehungsfolge zu gestatten scheinen. Hier meint aber Celakovsky ausdrücklich, dass die beiden Staminalkreise in ihren Stellungen verschoben wären. Wenn diese Verschiebung eine „congenitale“ wäre, d. h. wenn sie schon vor der Anlage der Staubgefässe eine gewissermaassen beschlossene Sache wäre, welche die eigentliche natürliche Folge durch verfrühtes oder verspätetes Auftreten der Organe umkehrt, so könnte natürlich von der Entwickelungsgeschichte kein Aufschluss erwartet werden. Diese bringt nur reale Grössen, nicht aber ideale Vorstellungen zu Gesichte. Celakovsky giebt indess nach den Abbildungen Payer's ausdrücklich an, dass die „Verschiebung in die äussere Lage oft erst später erfolgt, indem die von den epipetalen Staubgefässen eingenommenen Stellen des Blüthenbodens mehr gestreckt werden, als die von den epipetalen Staubgefässen gebildeten Ecken desselben“. Er bezieht sich dabei auf die Zeichnungen von Oxalis, Tribulus, Cerastium und Malachium. Diese realen Thatsachen mussten sicher von der Entwickelungsgeschichte entweder bejaht oder verneint werden. Nur durch sie war man im Stande, den Weg zu bestimmen, welchen die Staubgefässe zurücklegten: einen Weg, der bis jetzt nicht beobachtet, sondern aus verschiedenen Bildern, die in anderem Interesse gezeichnet waren, als muthmaasslich erschlossen worden war. Zweifellos musste man, wenn eine solche Bewegung wirklich vor sich ging, das Vorbeigleiten der epipetalen Staubgefässe an den episepalen beobachten, und eine solche Erscheinung war schon allein werth, die Entwickelung der Blüthen von neuem zu studiren.

Ich habe schon oben bemerkt, dass die makroskopische Beobachtung an den jüngeren Knospen gewisser Pflanzengattungen zwei verschiedene Arten der Obdiplostemonie constatiren lässt. Entweder liegen die Kelchstaubgefässe innen und die Kronstaubgefässe aussen, dann stehen die letzteren mit den Blumenblättern in directer Opposition, ich will diese Pflanzen proteropetale nennen. Oder die Kelchstaubgefässe liegen aussen, die Kronstaubgefässe innen; dann besteht eine unmittelbare Gegenüberstellung zwischen den Carpiden und den Kronstaubgefässen. Diese Blüthen mögen proterosepale

genannt werden. Nach dieser Unterscheidung werden die folgenden Untersuchungen in zwei Kategorien getrennt werden dürfen. Solche Fälle, in denen eine makroskopische Untersuchung keine genügende Sicherheit gewährt, werden nach der Erfahrung, welche die Entwickelungsgeschichte an die Hand giebt, der einen von beiden Gruppen angeschlossen werden.

---

a) Proterosepale Blüthen.

Ueber die Entwickelungsgeschichte derjenigen obdiplostemonen Blüthen, bei welchen zuerst die Kelchstaubgefässe angelegt werden, liegen neuere Untersuchungen nicht vor. Eine Anomalie der Cyklenstellungen findet sich bei ihnen insofern, als die Carpiden in directer Opposition mit den vor ihnen angelegten epipetalen Staubgefässen stehen. Die makroskopische Prüfung giebt über die Stellungsverhältnisse nicht immer einen genügenden Aufschluss. Bei den Crassulaceen und Francoaceen kann man noch ziemlich gut nachweisen, dass die Kelchstaubgefässe tiefer als die Kronstaubgefässe inserirt sind. Auch für Dictamnus hat Eichler durch sehr sorgfältige Betrachtung des Blüthenbodens die gleiche Thatsache feststellen können; nicht minder vermag man mit einiger Mühe bei den obdiplostemonen Caryophyllaceen noch eine Differenz der Insertion in gleicher Weise zu erkennen. Dagegen wird die Festsetzung der Stellung bei Ruta geradezu unmöglich. Hierzu kommt noch, dass bei all den erwähnten Gattungen die Kronstaubgefässe mit ihren Antheren aussen liegen und die Kelchstaubgefässe decken. Dieses Uebergreifen entsteht dadurch, dass die sich nach aussen wölbenden Fruchtknotenfächer, ohne dass dabei die Insertionshöhe der Staubgefässe verändert wird, die Antheren der Kronstaubgefässe weiter nach aussen drängen, als die Beutel der Kelchstaubgefässe, die in die Einschnürungen zwischen den Fächern zu liegen kommen. Strecken sich dann die epipetalen Stamina, die immer kleiner als die episepalen sind, so schieben sich die Antheren der ersteren ein Stück über die Basis der letzteren hinweg.

Die anatomische Untersuchung des Blüthenbodens auf successiven Querschnitten lehrt, dass die Leitbündel der epipetalen Staubgefässe immer innerhalb des Kreises der episepalen verlaufen.

Ich werde im Folgenden zunächst nur solche Familien besprechen, bei denen die Obdiplostemonie durchgehends auftritt, während ich die anderen, z. B. die Caryophyllaceen, in denen auch diplostemone Blüthen vorkommen, weiter unten zu behandeln gedenke.

Ich untersuchte von den hier in Rede stehenden Pflanzen zuerst Ruta graveolens. Wie man weiss, ist diese Pflanze dadurch ausgezeichnet, dass sich die terminalen Blüthen durch eine pentamere Ausbildung von den lateralen, die eine tetramere besitzen, unterscheiden. Die Differenz wird bedingt durch die Stellung der vorausgehenden Laubblätter. In der Gipfelblüthe schliesst sich der Kelch unmittelbar an die Spirale der letzteren und erhält dadurch seine quincunciale Disposition. Ich konnte in den jüngsten Stadien der Blüthenanlage eine Veränderung der Blattstellung des Sprossgipfels nicht nachweisen. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass die Anlage des Kelches durchaus nicht streng die $^2/_5$ Stellung der Glieder innehält, sondern dass die Anordnung der Sepalen am Vegetationskegel durch einen complicirteren Quotienten, dessen Divergenzwinkel der Grenze von $137^{\circ}\ 30'\ 28''$ näher liegt, ausgedrückt wird. Jedenfalls verhalten sich die letzten zwei Laubblätter so, dass das zweite Kelchblatt der Blüthe zwischen sie fällt. Auf diese Weise ist die Stellung der Blüthe determinirt. Da nun die Zahl der Blätter am Stengel wechselnd ist und der Blüthe ein festes Deckblatt fehlt, so hat diese keine weitere feste Lage zur Axe, d. h. man kann ein vorn und hinten an ihr nicht unterscheiden. In den Seitenblüthen ist diese Bestimmung viel genauer. Alle, auch die Terminalblüthen der Seitenzweige, sind der Decussation der Blätter an diesen Sprossen entsprechend viergliedrig gebaut. Die Axen minderer Ordnung gehen bald in Wickeln über, dadurch, dass von den Achselproducten der decussirten Blätter das eine und zwar abwechselnd in den aufeinander folgenden Sprossen das rechte und das linke in Wegfall kommen. Von den Blättern selbst verschwindet zuweilen auch das, welches den geminderten Zweig tragen würde, meist sind aber beide erhalten. Sind beide vorhanden, so zeigt die Entwickelungsgeschichte, dass sie zwar, wie dies meist bei decussirten Paaren der Fall ist, nicht simultan, sondern hinter einander und auch ein klein wenig in

---

1) Celakovsky, Prodomus der Flora von Böhmen, III. 544.

verschiedener Höhe unterhalb des Vegetationskegels, der die Blüthe erzeugen soll, erscheinen. Das Zeitintervall aber ebenso wie der Ortsunterschied sind ausserordentlich gering. Die Blätter stehen einander, soweit dies der Augenschein lehrt, genau gegenüber, eine bemerkbare Convergenz nach vorn oder hinten konnte ich nicht beobachten.

Das erste Kelchblatt, welches sich entwickelt, liegt von der Axe abgewendet zwischen beiden Vorblättern nach dem Tragblatte zu (Fig. 4). Unter diesen Umständen kann für das zweite Kelchblatt kein anderer Ort bessere Bedingungen zur Anlage gewähren, als die Stelle an der Rückseite des Primordiums, welche also der Axe zugewendet ist (Fig. 5). So viele Blüthen ich auch untersuchte, niemals habe ich von diesem Gange eine Abweichung wahrgenommen. Nicht minder sind die Plätze, wo das dritte und vierte Kelchblatt sich zeigt, regelmässig bestimmte. Jenes tritt oberhalb der beiden vorhandenen Sepalen auf der Seite hervor, wo das erste Vorblatt entstanden ist; dieses erscheint auf der diametral entgegengesetzten Stelle.

Der weitere Aufbau der Blüthen ist von dem Punkte an, wo die Kelchblätter entwickelt sind, in den pentameren Gipfel- und den tetrameren Seitenblüthen vollkommen gleich, sofern man von den Zahlenverhältnissen absieht. Ich werde mich also an die häufigeren viergliedrigen Lateralblüthen halten. Die Blumenblätter scheinen simultan aufzutreten. Da aber Ruta graveolens eine regelmässig wiederkehrende Aestivation der Petalen besitzt, so glaube ich doch, müssen in ihrem Erscheinen gewisse, vorläufig nicht bemerkte Zeitdifferenzen vorhanden sein, oder Veränderungen im Blüthenboden vor sich gehen, die sich bisher der Beobachtung entzogen haben.

Die episepalen Staubgefässe erscheinen demnächst in den ziemlich weiten Räumen, welche zwischen den Petalen bemerkt werden (Fig. 6). Die Primordien der letzteren wachsen ziemlich schnell heran und legen sich flach an den leicht gewölbten Vegetationskegel. Zieht man sie zurück, so bemerkt man, dass unter ihrer Umhüllung nach den Kelchstaubgefässen die ihnen gegenüberliegenden Stamina an einer etwas höheren Stelle des Vegetationskegels entstanden sind. Das Wachsthum der Kelchstaubgefässe hält mit dem der epipetalen gleichen Schritt, so dass jene also immer etwas grösser wie diese

sind. Flacht sich nun der Blüthenboden ab und schickt sich zur Anlage der Carpiden an, so ragen die Kelchstaubgefässe stets ein wenig weiter nach dem Centrum der Blüthe vor. Zwischen ihnen und vor den Kronstaubgefässen liegen freie Räume, in die sich die vier Ecken des sich lappenden Vegetationskegels hineinschieben (Fig. 7). Die gerundeten Ecken des vierlappigen Kissens, mit dem man jetzt den Vegetationskegel vergleichen kann, sind aber die Orte, an denen die Anlage der Carpiden geschieht. Diese selbst sind also durch den Contact mit den episepalen Staubgefässen der Lage nach bestimmt. Wie sich die Carpiden vertiefen, so dass zuerst beckenförmige Hohlräume gebildet werden, wie sich dann der Fruchtknoten weiter entwickelt und die Ovula entstehen, hat für die gegenwärtigen Untersuchungen kein Interesse, ich kann also die weitere Ausbildung übergehen.

Die Blüthenentwickelung der übrigen Rutaceen, von denen ich Dictamnus albus nach lebendem und Boenninghausenia nach Herbar-Material untersuchte, scheint ganz die nämliche zu sein. Nur hat die ersterwähnte Pflanze ausschliesslich pentamere, die letzterwähnte durchgehends tetramere Blüthen.

Wenn nun der zweite Staminalkreis, hier also der epipetale, nicht erscheint, wie dies bei so vielen Diosmeen der Fall ist, so wird, da der Contact für den Vegetationskegel in dem Momente, wo sich die Carpiden ausbilden, derselbe bleibt, auch eine Aenderung in der Stellung der Carpiden nicht zu erwarten sein, und so finden wir in der That bei allen isomeren Rutaceen, seien sie vier- oder fünfgliedrig, seien sie mit einem einfachen oder doppelten Staminalkreise versehen, die Carpiden ohne jede Ausnahme über den Blumenblättern gelegen.

Was die Linaceen anbetrifft, so schliessen sich die bei weitem meisten Arten der Gattung Linum an die Formen der Rutaceen an, welche nur durch episepale Staubgefässe gekennzeichnet sind. Die Stellung der Carpiden ist durch die letzteren bedingt, sie fallen epipetal. Bei solchen Arten, wie Linum perenne und Austriacum, welche zwischen den fünf Staubgefässen kleine Höckerchen zeigen, in denen man meiner Meinung nach ganz zutreffend Rudimente der epipetalen Stamina erkennt, kann eine Aenderung aus dem Grunde nicht bewirkt werden, weil diese Staminodien, wie ich mich wiederholt

überzeugte, erst relativ sehr spät, lange nach der Ausbildung der Carpiden entstehen. Sie werden nämlich erst dann bemerkt, wenn die fünf epipetalen Staubgefässe, an der Basis verbunden, durch einen gemeinschaftlichen Tubus stamineus bereits ein wenig gehoben worden sind.

Für die Meliaceen stand mir frisches Material nicht zu Gebote, ich musste mich also mit den Studien einiger jüngeren Knospen, die ich an aufgeweichten Herbarexemplaren vornahm, begnügen. Aus ihnen ersah ich aber doch ganz evident, dass dieselben Verhältnisse wie bei den Rutaceen vorliegen. Obschon auch hier die epipetalen Staubgefässe später am Vegetationskegel auftreten, so bedingt doch das nähere Herantreten der episepalen den Contact mit den Stellen, wo die Carpiden erscheinen. Die fünf Ecken des abgeflachten Vegetationskegels ziehen sich in die Lücken zwischen den Kelchstaubgefässen hinein und die Stellung der Fruchtblätter wird epipetal.

Genau wie die Rutaceen verhält sich Tribulus terrestris von den Zygophyllaceen und Ailanthus glandulosa von den Anacardiaceen; auch hier werden zuerst die Kelchstaubgefässe entwickelt und dann entstehen zwischen ihnen die Kronstaubgefässe. Immer bleiben dabei die letzteren in der Entwickelung so weit zurück, dass zur Zeit der Anlage der Carpiden die ersteren die Berührungskörper bilden: die Lappen des Vegetationskegels treten zwischen sie und so bedingen sie die epipetale Anlage der Glieder des Fruchtblattkreises.

Sehr schön zeigen den gleichen Entwickelungsmodus die Crassulaceen, von denen ich Sedum spectabile aus Japan und Sempervivum arachnoideum untersuchte. Wie zu erwarten stand, kann die Zahl der Glieder eines Cyklus keinen Einfluss auf das Verhalten der Anlage ausüben. Ebenso wenig wie sich eine Differenz in der vier- oder fünfgliedrigen Blüthe von Ruta zeigte, so war auch an dem Sempervivum eine Verschiedenheit trotz der höheren Zahl der Cyklenglieder nicht nachweisbar.

Die echten Onagraceen habe ich leider nicht untersucht, dafür aber Myriophyllum, Haloragis und Serpicula geprüft. Die erwähnten Gattungen sind sämmtlich dadurch ausgezeichnet, dass sie getrenntgeschlechtliche Blüthen haben. Die männliche Blüthe wird uns vorläufig nur beschäftigen, da bei der weiblichen Eigenthümlichkeiten

vorhanden sind, die uns noch unten Gelegenheit bieten werden, auf sie zurückzukommen. Ob die Blüthen Vorblätter besitzen, wie bei Myriophyllum und Haloragis, oder nicht, wie bei Serpicula, immer entsteht das erste Paar der decussirten Kelchblätter median, das zweite Paar transversal. Die Blumenblätter werden simultan in den Ecken angelegt. Dann erscheinen die vier Kelchstaubgefässe, endlich die epipetalen Stamina. Auf diese folgend treten in die Lücken zwischen die ersteren die vier Carpiden. Sie sehen ursprünglich genau so aus, als wären sie vollkommen normal gebaut; bald aber bemerkt man, dass sie sich nicht weiter entwickeln, sondern mit einem runden Knöpfchen abschliessen. Sie stellen dann ein konisches Körperchen dar, das von vier warzenähnlichen, den Blumenblättern gegenüberstehenden Erhabenheiten abgeschlossen wird. Wie bei den Diosmeen giebt es in der Gattung Serpicula eine Art S. repens L., die wahrscheinlich mit S. Brasiliensis Camb. identisch ist, welche nur vier Staubgefässe besitzt. Sie stehen den Kelchblättern gegenüber; die epipetalen Staubgefässe sind hier, so weit ich wenigstens constatiren konnte, vollkommen verschwunden. Dieser Ausfall bringt in dem Contacte des Vegetationskegels für die Anlage der Stilodien keine Veränderung hervor, und so ist es natürlich, dass auch in der tetrandischen Art von Serpicula die gleiche Disposition der Griffel-Rudimente bemerkt wird.

Die Monopetalen enthalten nur wenige Gruppen, welche zu den diplostemonen Pflanzen gehören, obschon gerade in ihnen eine Reihe mit dieser Bezeichnung belegt wurde. Ich untersuchte Monotropa hypopithys und Erica carnea. Bei beiden war gegen die erwähnten Polypetalen eine Differenz nicht nachweisbar. Die episepalen Staubgefässe erscheinen zuerst, dann die epipetalen, welche in dem Momente der Carpidenanlage so gestellt sind, dass Lücken zwischen den ersteren gebildet werden, welche von dem sich lappenden Vegetationskegel ausgefüllt werden.

Ueber die anderen noch vorkommenden Familien durchgängig obdiplostemonen Baues mit zuerst erscheinenden oder deutlich aussen stehenden epipetalem Staminalwirtel stehen mir keine eigenen Untersuchungen zur Verfügung.

Nachdem ich diejenigen obdiplostemonen Blüthen erörtert habe, welche einen proterosepalen Bau besitzen, will ich, ehe ich zur Schilderung der zweiten Gruppe, zu den proteropetalen, übergehe, eine Frage erörtern, welche von allgemeiner Bedeutung ist. Wir haben in allen Fällen gesehen, dass sich der zweite epipetale Staminalkreis zwischen die Glieder des vorhandenen ersten einschiebt. Die Stellen genau zu fixiren, wo diese neuen Gebilde zwischen den älteren erscheinen: ob sie genau auf dem transversalen Halbirungsschnitte der episepalen Höcker, oder mehr nach dem Centrum zu, oder mehr nach aussen zu auftraten, vermochte ich nicht immer. Bei Dictamnus und Ruta sah ich bestimmt, dass sie das sogenannte Gesetz der acropetalen Folge inne hielten, dass also in der That ihre transversale Halbirungsebene etwas höher den Vegetationskegel schnitt als die der episepalen. Bei Ailanthus hinwiederum meine ich sicher das umgekehrte Verhältniss erkannt zu haben; auch die Crassulaceen dürften wohl dieselbe Erscheinung zeigen. Die meisten der von mir besprochenen Blüthen liessen mich aber in Ungewissheit, ob die jüngeren Staubgefässe genau zwischen ihnen, vor ihnen oder hinter den älteren entstanden. Wer sich aber eine Blüthe in dem Zustande betrachtet, wo die Anlage des zweiten Staubgefässcyklus in die Erscheinung tritt, wird bald über die Schwierigkeit, mit dem Auge solche geringe Höhendifferenzen abzumessen, klar werden. Die einzelnen Organe von verschiedenen Grössen liegen eng aneinander, so dass man die Basen nur schlecht mit einander vergleichen kann, da man die Präparate schief legen muss, um sie gehörig betrachten zu können. Ausserdem sind die Objecte so klein, dass man mit ganz schwachen Vergrösserungen nicht auskommt; die Verwendung stärkerer bedingt aber die fortdauernde Verschiebung der Focaldistanz.

Wenn ich eine allerdings nicht durch Messungen begründete, sondern nur durch Schätzung gewonnene subjective Meinung äussern darf; so habe ich im Allgemeinen den Eindruck gehabt, dass in den Fällen, wo sich die Blumenblätter kappenförmig ausbildeten, wo sie also von einer beträchtlichen Concavität waren, die vor ihnen stehenden Staubgefässe eine mehr peripherische Lage hatten: ohne Zweifel deswegen, weil ihnen unter diesen Umständen ein grösserer Raum zur Verfügung stand. In solchen Blüthen dagegen, wo die Petalen

sich flacher entwickelten und an den Vegetationskegel platt angedrückt waren, wie bei Ruta, lagen die Staubgefässe höher an ihm, sie waren centraler.

Will man nun diese Art der Entstehung mit einem wissenschaftlichen Namen belegen, so scheint mir die Bezeichnung von Sachs die passendste zu sein; er nennt die Staubgefässe von Dictamnus interponirt. Sachs[1]) hat eine junge Blüthe von Dictamnus fraxinella L. abgebildet, in der die fünf episepalen Staubgefässe angelegt sind, zwischen denen die epipetalen interponirt werden. Er meint, drei derselben seien sichtbar. Wenn er damit ausdrücken will, dass in diesem Stadium erst drei ausgebildet seien und noch zwei erwartet werden müssen, so stimmen meine Beobachtungen mit einer solchen Annahme succedanen Auftretens nicht überein; ich sah stets alle fünf zugleich erscheinen. Die Vertiefungen, welche die Aushöhlungen der Carpiden andeuten, geben übrigens den Beweis, dass die epipetalen Staubgefässe an dieser Blüthe schon ziemlich weit entwickelt sein müssen.

Auch der Ansicht von Sachs stimme ich bei, dass die Stelle der Interposition nicht bestimmt ist, dass die eingeschalteten Staubgefässe dort erscheinen, wo für sie Platz ist, vielleicht treten sie dabei möglichst weit nach aussen. Dass das Gesetz der acropetalen Folge unter Umständen durchbrochen wird, ist wohl ganz sicher, wenigstens wurde mir diese Ausnahme, wie ich oben bemerkte, für die Crassulaceen und Ailanthus recht nahegelegt. Irgend ein mechanischer Grund spricht auch nicht dagegen, und Hofmeister's Untersuchungen haben eine absteigende Entwickelung von Neuanlagen in einer ganzen Reihe von Fällen unzweifelhaft nachgewiesen. Erkennt man in den Beobachtungen des genannten Morphologen verfrühte (praegenitale) Verzweigungen der Glieder eines einzigen Kreises, so ist gegen eine solche Annahme, wie gegen alle congenitale Voraussetzungen ein Beweis nicht möglich. Bei den Capparidaceen giebt es aber sicher Staubgefässanlagen, die an einem gemeinsamen zuerst entstehenden Polster in absteigender Folge sich bemerklich machen, die man kaum als Verzweigungen von Einzelprimordien wird auffassen können.

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik IV. Aufl. 545. Fig. 388. C.

Wenn mit dem Auftreten der interponirten Staubgefässe in verschiedener Insertionshöhe das Gesetz der acropetalen Folge aufgehoben ist, so ist doch gegen die These nicht verstossen, dass sich neue Glieder in die Lücken stellen, welche zwischen den älteren gelassen werden, wo sie also am bequemsten angelegt und ausgebildet werden. Im Gegentheil, es ist nur eine Erläuterung dafür erbracht, dass Schwendener[1]) mit Recht sagt: „Die Stauchung der Axe des Blüthensprosses lässt manche Besonderheiten in Bezug auf Organbildung im Voraus erwarten. Es ist deshalb nicht gerechtfertigt, das Wachsthum der vegetativen Zweige ohne Weiteres auf den Blüthenspross zu übertragen. .... Die angestrebte Einheit der Auffassung ist schlechterdings nicht zu retten. Am nächsten liegt also wohl der Schluss, dass der Blüthenspross sowohl bezüglich der Anlegung als der Ausbildung seitlicher Organe sich anders verhalten kann, als der vegetative.“

Ob man nun in den epipetalen Staubgefässen einen selbständigen Kreis erblicken soll, oder nur einen unwesentlichen, gewissermaassen nicht mitzählenden, ist eine schon früher behandelte Frage. Ich meine, dass man in der That in ihm einen selbständigen Kreis sehen muss. Er wird ohne Zweifel diesen Titel in Anspruch nehmen können, wenn er hoch genug am Vegetationskegel entsteht, so dass die transversalen Halbirungsebenen der Primordien deutlich oberhalb derjenigen des episepalen Cyklus verlaufen. Ich werde später Gelegenheit haben, noch weitere Pflanzen namhaft zu machen, bei denen dieses Verhältniss vorkommt. Die Staubgefässe stehen zuweilen so hoch oben und sind zugleich von so beträchtlicher Grösse, dass sie als Contactkörper für den Vegetationskegel functioniren, wenn jener die Carpiden ausgliedert: letztere müssen deshalb episepal gestellt sein. Wenn nun bei Ruta die epipetalen Staubgefässe immer noch höher inserirt sind, als die episepalen, wenn die Grösse derselben nur hinter der der Kelchstaubgefässe so weit zurückbleibt, dass diese in den Contact mit dem Vegetationskegel kommen, so ist doch im Wesen der Sache nichts geändert. Warum hier also den epipetalen Staubgefässen der Werth eines eigenen Kreises abgesprochen werden soll, leuchtet mir nicht ein. Gehe ich nun stufenweise zurück

1) Schwendener, Mechanische Blattstellungstheorie 111.

bis zu Ailanthus und den Crassulaceen, so kann ich auch keinen Unterschied finden, wenn die Staubgefässe auf gleicher Höhe inserirt sind, oder sogar die Kronstaubgefässe tiefer als die episepalen zu stehen kommen.

---

b) Proteropetale Blüthen.

Die Familien obdiplostemonen Baues, bei denen der erste Staminalcyklus vor den Blumenblättern steht, der zweite aber den Kelchblättern gegenüberliegt, sind viel weniger zahlreich, als die, welche das umgekehrte Verhältniss zeigen. Ich kenne von solchen nur die Sterculiaceen mit Ausnahme der Gattung Hermannia und den Dombeyeen; ferner die Oxalidaceen und Geraniaceen. Ich will zunächst die ersteren in's Auge fassen.

Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über diese Familie liegen nur wenige vor: Zunächst hat uns Payer[1]) mit der Ontogenese der Blüthe von Rulingia corylifolia, die er fälschlich der apetalen Gattung Lasiopetalum zuzählt, bekannt gemacht. Dann besitzen wir eine ganz ausgezeichnete Darstellung der Blüthenentwickelung von Büttneria gracilipes, die uns Baillon[2]) mitgetheilt hat. Derselbe Autor hat auch verschiedene andere Gattungen in gleicher Richtung untersucht, leider aber nur in wenigen Fällen bildliche Darstellungen seinen Beobachtungen hinzugefügt. Später hat Hieronymus die sehr merkwürdige, durch eigenthümlichen Bau der Blumenblätter gekennzeichnete Gattung Ayenia nach der Anlage ihrer Blüthen kurz geschildert. In überaus freundlicher Weise hat er mir sein Material zur Verfügung gestellt und an ihm habe ich diese Untersuchungen wiederholt. Ich habe ferner an lebendem Materiale des hiesigen botanischen Gartens Rulingia corylifolia und R. pannosa in ihrem Blüthenaufbau entwickelungsgeschichtlich verfolgen können.

Alle erwähnten Gattungen stimmen darin überein, dass von den beiden Staminalkreisen nur der eine und zwar der epipetale fertil ist, der zweite ist staminodial entwickelt. Die Staminodien bilden

---

1) Payer, Organogénie de la fleur t. 9.
2) Baillon in Adansonia IX. 336. t. 5.

sich oft höchst eigenthümlich aus; sie werden mit den fertilen Staubgefässen zu einem sehr soliden Tubus stamineus verbunden. Die Endigungen der ersteren stellen entweder grosse blattartige Gebilde dar, z. B. bei Theobroma, oder sie bleiben kleiner und treten dann nicht selten mit besonderen appendiculären Organen der Blumenblätter in feste Verbindung, wie ich früher geschildert habe [1]).

Der Kelch wird immer in einer Spirale angelegt, in der Weise, dass auf zwei nach hinten convergirende Vorblätter, die wieder fruchtbar sind und so Veranlassung zu cymösen Inflorescenzaggregaten geben, das erste Kelchblatt rechts resp. links vorn gelegen ist. Das zweite fällt median nach hinten, die übrigen drei folgen regelrecht nach dem durch die zwei ersten Sepalen eingeleiteten Umgang. Der Vegetationskegel bleibt während der Ausbildung der Blüthe bis zur Anlage des Fruchtknotens, soweit bis jetzt bekannt ist, sehr flach. Die Stellen, welche an die Berührungspunkte der Sepalen anstossen, ziehen sich in spitzen Lappen zwischen jene hinein, womit die erste Anlage der Blumenblätter gegeben ist. Hinter den Spitzen, nach dem Centrum der Blüthe zu, entstehen simultan fünf kleine Emporwölbungen kreisförmigen Umrisses, die fünf epipetalen Staubgefässe. In der Mitte der Seiten des Fünfeckes, welches jetzt die Blüthenanlage darstellt, treten die fünf episepalen Staminodien ebenfalls in der Form von flachen kreisförmigen Höckern auf. Während sich die fertilen Staubgefässe rapide vergrössern, bleiben vorläufig die Staminodien relativ sehr klein; stehen aber trotzdem im Contacte mit dem Vegetationskegel, so dass deutliche Lücken zwischen ihnen vorhanden sind, in die nun die Ecken des sich lappenden Kegels eintreten. Auf diese Weise wird die Lage der epipetalen Carpiden bestimmt (Fig. 8).

Die Angaben von Hieronymus bezüglich der Ayenia Cordobensis weichen von dieser Schilderung, die Payer und Baillon gleichmässig mittheilten und die ich ebenfalls bestätigen kann, insofern ab, als er annimmt, die Petalen und die vor ihnen liegenden Staubgefässe entständen aus einem gemeinschaftlichen Primordium. Diese Ansicht ist für Primula und Lysimachia von Pfeffer früher ebenfalls geäussert worden, der bekanntlich annahm, dass hier die

1) Schumann in Jahrbuch des Berliner botanischen Gartens III. 286.

Petalen für dorsale Excrescenzen der Staubgefässe gehalten werden müssen. Schon Frank hat aber, wie ich meine, sehr scharf und treffend nachgewiesen, dass bereits in der Lappung des Vegetationskegels nach der Anlage der Kelchblätter die Ausgliederung der Petalen gesehen werden müsse, ein Verhältniss, welches sich bei Rulingia ganz besonders schön beobachten lässt. In der That bleiben die Blumenblätter von Anfang an in der Ausbildung sehr zurück, doch kann man sie immer bei der Betrachtung der Blüthe von unten her als kleine dreieckige Spitzen am Grunde des hinter ihnen liegenden Staubgefässes erkennen.

In den wesentlichen Zügen nicht abweichend verhalten sich die bis jetzt untersuchten Arten der Gattung Oxalis und Geranium. Wir besitzen über dieselben eine ganz ausgezeichnete Untersuchung von Frank, welcher die Entwickelungsgeschichte von Oxalis stricta und Geranium sanguineum prüfte. Ich habe diese Studien auch noch auf Oxalis lasiandra Grah. und tetraphylla Cav., sowie auf Geranium Sibiricum, pratense und molle ausgedehnt. An allen genannten Arten habe ich die Resultate Frank's nur bestätigen können.

Die Kelche werden bei beiden Geschlechtern wiederum in Spiralen mit der so häufigen Disposition s^2 median hinten angelegt. Hierauf erscheinen die sehr klein bleibenden Petalen und unmittelbar nach ihnen in directer Opposition der äussere epipetale Staminalwirtel. Der episepale ist dagegen der zweite Staminalcyklus, der, wenn auch nur wenig, so doch sichtlich später am Vegetationskegel auftritt, als der erste. Seine Insertionshöhe liegt deutlich oberhalb derjenigen des ersten Cyklus, und so kommt, bei nicht allzu beträchtlicher Grössendifferenz, zu der Anlagezeit der Carpiden der sich abflachende und lappende Vegetationskegel in Contact mit dem inneren Staminalkreise, so dass die Lücken zwischen seinen Gliedern durch die folgenden Neubildungen ausgefüllt werden, d. h. die Stellung der Carpiden wird als epipetale determinirt.

Die Untersuchungen Frank's stehen mit den Angaben Hofmeister's wie Payer's über die Entwickelung dieser Blüthe in einem offenbaren Widerspruche. Der erstere behauptete, dass sich nach den Corollenanlagen zuerst die Kelchstaubgefässe zeigten, dann brächen vor den Petalen die Glieder des zweiten Staminalkreises hervor. Wie dieser Irrthum bei Payer entstanden ist, hat

Frank[1]) in überzeugendster Weise dargelegt. Die Petalen erscheinen nämlich tief am Grunde des Vegetationskegels. Man bekommt sie aber noch schwerer zu Gesichte, wie bei den Büttnerieen, weil die Spitze des Blüthensprosses höher gewölbt ist als bei jenen. Will man sie also finden, so darf man nicht blos die Kelchblätter auseinanderbreiten, sondern man muss wenigstens eins ablösen und die junge Blüthe von der Seite betrachten. Frank hat aus den Abbildungen Payer's mit grosser Schärfe nachgewiesen, dass dieser die ersten Höcker der Petalenanlagen niemals gesehen hat, sondern dass die Organe, welche er regelmässig dafür hielt, die Primordien der epipetalen Staubgefässe waren. Wenn dann später die Petalen sich zu grösserer Kenntlichkeit entfaltet hatten, so dass er sie nicht mehr übersehen konnte, sprach er dieselben Höcker für das an, was sie wirklich waren, nämlich die Anlagen der Kronstaubgefässe.

Einen ähnlichen Irrthum hatte Hofmeister[2]) bereits früher an den Payer'schen Zeichnungen von Hypericum aufgedeckt. Wer jemals die Blüthenentwickelung solcher oder ähnlicher Gattungen verfolgt hat, wird bald erkennen, dass die Stellen, welche Payer als die Orte für die Anlage von Petalen in Anspruch nahm, viel zu hoch über der Basis der Kelchblätter sich befinden. Trotz dieser Wahrnehmung hat aber Hofmeister für Oxalis und Geranium doch der Meinung Payer's zugestimmt, indem er meinte, dass hier „nach Anlegung des inneren mit den Kronblättern alternirenden fünfgliedrigen Staubblattwirtels ein fünfgliedriger Blattkreis zwischen diesen und den Kronenblättern eingeschaltet wird".

Frank's Untersuchungen wurden sichtlich von dem Gedanken geleitet, dass bei den Gattungen Oxalis und Geranium eine Abweichung von „dem alten Gesetze der acropetalen Succession" nicht vorliegen könnte. Er ging aber im Schlusse seiner so wichtigen Abhandlung noch über die Erfahrungen hinaus, die er durch seine Beobachtungen gewonnen hatte und meinte, „die Vermuthung gewinnt an Wahrscheinlichkeit, dass auch vielleicht manche der übrigen Fälle sich durch ein ungewöhnliches Zurückbleiben der Entwickelung vorhandener Anlagen, oder durch eine Verschmelzung derselben mit

---

1) Frank in Pringsheim's Jahrb. X. 218.
2) Hofmeister, Allgemeine Morphologie 468.



superponirten Bildungen bei der ersten Entstehung erklären lassen werden".

Dadurch, dass sich Frank als Physiologe, wie sich Celakovsky ausdrückt, freut, ein physiologisches Gesetz, das in seiner allgemeinen Gültigkeit in Frage gestellt war, bestätigt zu finden, kam er natürlich mit einem anderen Gesetze der Morphologie, dem der stetigen Alternanz der Cyklenglieder, in Widerspruch. Wenn hier das Gesetz der acropetalen Folge statt hatte, so mussten die epipetalen Staubgefässe mit den Blumenblättern in wahrhafter directer Opposition stehen. Eine solche Ueberschreitung des morphologischen Gesetzes machte natürlich Frank wieder weniger Sorge als Celakovsky und Eichler, die eine Blüthe, in welcher noch superponirte Quirle vorkommen, nicht für erklärt halten. Ueber die Schwierigkeit, welche aus der Superposition erwuchs, ging Frank mit dem Bemerken hinweg, dass deren Beseitigung eine Sache der Speculation sei. Ich habe deswegen auch Frank unter denjenigen Autoren nicht nennen können, welche sich die Aufgabe gestellt haben, die obdiplostemonen Blüthen theoretisch zu interpretiren. Wie wir also auch die in den beiden Gruppen dieser Blüthen, der proterosepalen und proteropetalen, vorkommenden Verhältnisse betrachten mögen, unter allen Umständen müssen wir gegen ein sogenanntes allgemein gültiges Gesetz verstossen: entweder vergehen wir uns, wenn wir uns mehr dem morphologischen Anschauungskreise anschliessen, gegen das der acropetalen Folge, oder, wenn wir den physiologischen Ideen das Vorrecht in der Betrachtung einräumen, dann collidiren wir mit dem der ausnahmslosen Alternanz. In einem Dilemma bleiben wir immer, aus dem wir nur gewaltsam herauskommen, indem wir das eine oder das andere Gesetz geflissentlich vernachlässigen.

Halten wir uns an die realen Thatsachen, welche wir in den verschiedenen Blüthen, die wir untersuchten, beobachtet haben und versuchen wir dieselben rein zu betrachten, ohne weitere Interpretationen, so erwächst uns die Sicherheit, dass beide Gesetze in der Blüthenbildung keine unumschränkte Gültigkeit haben. Bei den proteropetalen ist das der Alternanz durchbrochen, bei den proterosepalen erfolgt die Anlage der Cyklen in einzelnen Fällen gewiss gegen das Gesetz der acropetalen Folge.

Ausgerüstet mit der Summe von Erfahrungen an obdiplostemonen

Blüthen wollen wir nunmehr eine Kritik der bisherigen Theorien zur Erklärung derselben versuchen.

Was zunächst die St. Hilaire'sche Ansicht anbetrifft, so haben wir für deren Begründung keine der objectiven Wahrnehmung zugängliche Thatsachen gefunden. Von einer Spaltung in serialem Sinne haben wir nichts bemerkt. Man kann dabei freilich nicht verschweigen, dass diejenigen Forscher, welche der Annahme von congenitalen Processen eine wirkliche Begründung zuerkennen, die Anlage der Petalen und der vor ihnen entstehenden Staubgefässe auf diese Weise wohl erklären könnten, indem sie die prägenitale Verzögerung eines der Producte des Dédoublements, nämlich der Kronstaubgefässe, als Hülfshypothese annehmen.

Ueber die Berechtigung der Interponirungstheorie habe ich mich bereits oben ausgesprochen. Ich habe hier nur noch die Modification zu erwähnen, welche Dickson für gewisse Fälle der Obdiplostemonie voraussetzen zu können glaubte. Er meinte bekanntlich, dass die eingeschalteten Staubgefässe als Verwachsungsproducte stipularer Gebilde der Kelchstaubgefässe anzusehen seien. Als wesentlichstes Moment gegen diese Vorstellung ist zunächst die Thatsache anzuführen, dass gerade bei Geranium die epipetalen Stamina vor den episepalen erscheinen, ein Entwickelungsgang, der Dickson nicht bekannt war, da er sich auf die irrthümlichen Beobachtungen Payer's stützte. Dass nun Nebenblätter nicht blos früher erscheinen als die Hauptblätter, sondern auch noch mit einander verwachsen sollen, ist schlechterdings noch nicht wahrgenommen worden. Ein paariges Auftreten von Anlageprimordien konnte überdies durch die Beobachtung niemals constatirt werden. Also muss sich der Process der lateralen Verbindung wieder vor der Entstehung abspielen. Wir kommen somit abermals in das Gebiet der praegenitalen und congenitalen Anlagen, die sich der realen Forschung entziehen, und treten damit in das Bereich der subjectiven Meinungen ein. Somit ist auch diese Ansicht einer Widerlegung nicht fähig, gerade so wenig, wie die St. Hilaire's.

Die Braun'sche Vorstellung von dem Schwinden eines Petalenkreises ist ebenfalls rein theoretisch. Die Beobachtung bringt auch hier keine Beweise für ihre Richtigkeit, denn das Auftreten kleiner Schüppchen an der Basis der Kelchstaubgefässe ist bereits als

ungenügend von Eichler und Celakovsky nachgewiesen worden. Braun hat bekanntlich diese ganze Art der Betrachtung in der Blüthenmorphologie am consequentesten verfolgt. Schon in seiner ersten Arbeit über die Caryophyllaceen[1]) ist er zu dem Schlusse gelangt, dass man wohl in jeder Blüthe eigentlich an Stelle eines einfachen Cyklus einen doppelten voraussetzen müsse. Durch das Schwinden des einen, zuweilen auch durch die Reduction der Glieder des andern, würde dann jede Blüthe zu erklären sein. Der Schluss ist gewiss ganz richtig, nur sind die Prämissen, wie mir scheint willkürlich, jedenfalls subjectiv.

Die Deutung von K. Schimper, welche der Braun'schen Annahme von Schwindekreisen widerspricht, die vielmehr die directe Gegenüberstellung auf Grund des Ausfalls der Prosenthesen annimmt, ist, wie ich schon oben sagte, nur eine Umschreibung des Sachverhalts; ich halte sie weder real noch formal für fähig, die Obdiplostemonie zu erklären.

Es bleibt mir nun nur noch übrig, die Celakovsky'sche Erklärung darauf hin zu prüfen, wie weit sie durch die directe Beobachtung bestätigt wird.

Schon oben bemerkte ich, dass sie nur deswegen discutirbar ist, weil es sich bei ihr, seinen eigenen Angaben zufolge, um wirkliche relle Lagerungsverhältnisse handelt. Mehr central angelegte Organe sollen später eine peripherische Stellung einnehmen. Kämen hier sogenannte congenitale Verschiebungen, Störungen im Bauplan in Betracht, so hätte natürlich eine Besprechung der Sache keinen Zweck, weil ein sicheres Resultat durch die Beobachtung nicht zu gewinnen wäre. Die Annahme congenitaler Veränderungen ist eine Meinungs- und Ansichtssache. Jemandem, der nicht an diese Hypothese glaubt, das Zutreffende derselben klar machen zu wollen, wäre ein ebenso fruchtloser Versuch, wie das Vorhaben resultatlos verlaufen muss, einen Anderen, der von ihrer Richtigkeit überzeugt ist, in seiner Ansicht schwankend zu machen. Da in der uns beschäftigenden Frage aber nicht blos eine Reihe von Pflanzengattungen

1) A. Braun in Flora, 1843, p. 352 ff. Die Anregung zu dieser wichtigen Untersuchung über den Bau der Caryophyllaceenblüthe schreibt er Schimper zu. Einige kurze Bemerkungen über die Stellung der Fruchtblätter sind bereits in dem Berichte über die Freiburger Naturforscher-Versammlung 1834 mitgetheilt.

genannt worden sind, bei denen die epipetalen Staubgefässe einen deutlichen Weg zurücklegen sollen und da auch die mechanischen Vorgänge beschrieben werden, durch welche der Stellungswechsel vor sich gehen soll, so muss man durch die genaue Beobachtung auch nachweisen können, ob diese Thatsachen den Vorgängen an dem Objecte entsprechen oder nicht.

Celakovsky nennt als diejenigen Pflanzen, bei welchen sich eine Aenderung der Cyklenstellung durch Verschiebung vollzieht, Oxalis, Tribulus, Cerastium und Malachium. Aehnliche Bewegungserscheinungen vermuthet er bei Geranium, indem er die Frank'schen Figuren interpretirt. Auf Grund der Payer'schen Untersuchung über die Blüthenentwickelung von Asphodelus luteus meint er eine ähnliche Wanderung der epipetalen Staubgefässe bis unterhalb der Insertion des inneren Perigonkreises zu erkennen, und endlich führt er als ganz besonders instructives entsprechendes Verhältniss das Arrangement der Blüthencyklen von Triglochin palustris an.

Ich habe einen grossen Theil der erwähnten Gattungen in einzelnen Vertretern bezüglich der Entwickelung der Blüthen oben behandelt und kann auch über die andern ein auf eigene Anschauung gegründetes Urtheil abgeben. Zunächst müssen die von Celakovsky angezogenen Beispiele ganz sicher reducirt werden. Ich kann den Frank'schen Angaben über Oxalis und Geranium nur bedingungslos zustimmen; bei diesen beiden Gattungen entstehen die epipetalen Staubgefässe zuerst und stellen den äusseren Kreis dar. Die Meinung also, dass „die epipetalen Staubblatthöcker von Geranium sanguineum unmerklich mehr nach aussen und in noch früheren Stadien vielleicht genau mit den episepalen in einem Kreise ständen", ist nicht zutreffend. Payer's Abbildungen, auf die sich Celakovsky beruft, sind für diese Gattungen falsch. Die Entwickelung der Blüthe von Asphodelus habe ich nicht geprüft, ich möchte aber die von Payer gegebenen Zeichnungen, da im Texte keine Angaben sie erläutern, nicht als Stütze für die Celakovsky'schen Vorstellungen gelten lassen. Auch sagt dieser Morphologe, „die episepalen Staubgefässe entstehen wohl etwas höher als die drei Petalen, aber bald scheinen sie in einem Kreise zu stehen und schliesslich sind sie noch ein wenig tiefer inserirt, als die ursprünglich und typisch eigentlich doch tieferen Petalen". So lange nicht neuere, ganz besonders auf diese Stellungs-

verhältnisse achtende Untersuchungen die Sache klargestellt haben, muss ich diese Beobachtungsreihe, die auch Celakovsky nur den Eindruck der Wahrscheinlichkeit gebracht haben kann, als indifferent bei Seite setzen, zumal die Zahl derjenigen Monocotylen-Blüthen, bei welchen analog dem Vorgange der Entwickelung bei Büttneria etc. der erste Staminalkreis unmittelbar auf den ersten Perigoncyklus folgt, viel grösser ist, als man früher annahm.

Der Fall von reellen Verschiebungen aber, der von Celakovsky ein ausserordentlich frappanter genannt wurde, nämlich der von Triglochin ist als irrthümlich gedeutet erkannt worden.

Cordemoy[1]) hat in der That auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Studien für die Blüthe von Triglochin palustris behauptet, dass alle Cyklen in der für die Monocotylen sogenannten typischen Weise angelegt werden: dass zuerst der äussere, dann der innere Perigonkreis, hierauf die episepalen und endlich die epipetalen Staubgefässe erscheinen. Die so merkwürdige Disposition, welche die Blüthe nach ihrer definitiven Ausbildung (Fig. 14) zeigt, der zufolge die äusseren Perigonabschnitte mit den vor ihnen stehenden Staubgefässen sehr deutlich tiefer inserirt sind, wie die inneren mit den vor ihnen befindlichen Staubgefässen, werde erst durch eine spätere Verschiebung hergestellt. Horn[2]) hat aber bereits 1876 gezeigt, dass Cordemoy getäuscht worden ist. Jener erkannte ganz zweifellos, dass die episepalen Staubgefässe sogleich nach dem ersten Perigonkreise entstehen, und dass erst nachher der innere Cyklus der Blüthenhülle auftritt, nach welchem wieder die epipetalen Stamina erscheinen. Er hat dann die Frage erörtert, ob man nicht Triglochin für apetal ansehen könne, wie man ein Gleiches bei Potamogeton angenommen hat; kommt aber schliesslich zu der Ueberzeugung, dass, wenn auch manche Momente dafür sprechen, so doch diesen keine durchschlagende Bedeutung zukommen dürfte. Seine endliche Meinung drückt er in den Worten aus, dass „die auffälligen Stellungsverhältnisse durch eine entwickelungsgeschichtlich nicht mehr nachweisbare Verschiebung hinlänglich erklärt werden“.

---

1) Cordemoy in Adansonia III. 12.

2) Horn, Beiträge zur Kenntniss der Triglochinblüthe. Neubrandenburg 1876, p. 7.

Aus den oben dargelegten Gründen hört mit diesem Ergebnisse, zu dem Horn gelangt ist, die weitere Besprechung der Verschiebung für mich auf, und ich glaube auch, dass Celakovsky gegenwärtig nicht mehr bei Triglochin eine reelle Verschiebung annehmen kann. Ich will noch bemerken, dass ich Triglochin maritima ebenfalls geprüft habe, und dass ich ganz dieselben Erfahrungen gemacht habe. Ich meine, dass wir hier nichts anderes reell wahrnehmen, als eine durch den vorhandenen Platz vor den Gliedern des ersten Perigonkreises bewirkte frühere Anlage der episepalen Staubgefässe, wie sie bei Büttneria, Hermannia, Oxalis u. s. w. uns oben bei den epipetalen begegnet ist.

Es bleiben also nur Cerastium und Malachium von den genannten Gattungen übrig, die Celakovsky als Beispiele für die von ihm angenommenen Stellungsveränderungen genannt hat. Ich kenne Cerastium nicht, doch habe ich Melandryum album und Lychnis coronaria auf ihre Blüthenentwickelung hin studirt, und da sich beide Pflanzen hinsichtlich der Cyklenstellungen mit Cerastium vollkommen gleich verhalten, so kann ich die ersteren wohl für die letztere Gattung setzen. Die Untersuchungen Payer's treffen mit den meinen, soweit sie hier in Betracht kommen, ganz und gar zusammen, die epipetalen Staubgefässe werden in der That bei allen Caryophyllaceen, soweit ich sie kenne, später angelegt als die episepalen.

Was die Insertionsdifferenz anbelangt, so ist sie in beiden Gattungen gut erkennbar: die epipetalen Staubgefässe entstehen unbedingt oberhalb der episepalen. Für die verwandte Gattung Malachium kann ich dieses Verhältniss weniger sicher behaupten. Da indess in den Blüthen dieser Gattung und ähnlicher selbst während der Anthese, wie schon Eichler sehr richtig beobachtet hat, die Kronstaubgefässe immer noch ein wenig höher angeheftet sind als die Kelchstaubgefässe, so glaube ich wohl, dass eine Differenz in dem gleichen Sinne, auch wenn sie bei der Kleinheit der Organe sich nicht leicht nachweisen lässt, vorhanden ist. Wenn bei den Caryophyllaceen die Beutel der Kronstaubgefässe aussen liegen und hierdurch der Eindruck erweckt wird, als ob die früher höher gestellten Stamina eine Wanderung nach unten resp. aussen angetreten hätten, so ist dies nur ein Schein, gerade wie bei Dictamnus. Die Deckung wird auch durch denselben Process hervorgebracht, den ich

oben für diese Gattung beschrieben habe. Eine Verschiebung der ganzen epipetalen Staubgefässe an den episepalen vorbei habe ich nicht gesehen.

Celakovsky hat in seiner Arbeit die Veränderungen im Blüthenboden angegeben, durch welche die vermeintlichen Verschiebungen zu Stande kommen sollen. Ich möchte noch einen Augenblick auf diese Wachsthumserscheinungen eingehen, um zu prüfen, ob auf diesem Wege die von ihm vorausgesetzten Veränderungen eintreten können.

Reale Verschiebungen kommen in der Blüthenregion der Pflanzen nicht selten vor und sind unter der Bezeichnung von Verwachsungen und Anwachsungen hinlänglich bekannt. Indem sich unterhalb der Insertionsstelle eines Blattes oder einer Inflorescenz oder einer Blüthe gewisse intercalare Gewebeeinschaltungen in verticaler Richtung vollziehen, können die genannten Körper an einem anderen in die Höhe geschoben werden. Ich habe solche Anwachsungen bei Parietaria, wo Stipeln, bei Anchusa, wo ein Blüthenstand, bei Cuphea, wo einzelne Blüthen, bei Triumfetta u. a., wo Deckblätter emporgehoben werden, entwickelungsgeschichtlich vielfach studirt und werde in einer späteren Arbeit darauf zurückkommen. In allen genannten Fällen lässt sich eine reale ursächliche Erklärung der Anwachsung leicht nachweisen. Die Celakovsky'sche[1]) Erklärung des Vorganges setzt ebenfalls reale Processe voraus: „Die Verschiebung in die äussere Lage erfolgt, indem die von den episepalen Staubfäden eingenommenen Stellen des Blüthenbodens mehr gestreckt werden, als die von den epipetalen Staubgefässen gebildeten Ecken desselben." Mir ist der Satz nicht recht klar geworden. Die Streckung gewisser Theile des Blüthenbodens kann nämlich in zwei Richtungen geschehen, entweder vertical oder radial. Durch einen verticale Dehnung bewirkenden radialen Streifen des Blüthenbodens wird offenbar an der Insertionshöhe der in Frage stehenden Körper zu einander keine Aenderung hervorgebracht. Diese Stellungsverschiebung könnte also nur durch oder wenigstens in Verbindung mit einer radialen Streckung zu Wege kommen. Dann dürfen sich aber nicht „die von den episepalen Staubfäden eingenommenen Stellen" des Blüthenbodens

1) Celakovsky in Flora 1875. Separatabdruck p. 14.

strecken; sondern die radialen Blüthenbodenstücke, auf denen die epipetalen Staubfäden stehen, müssen in dem Raume, der die Stamina von den Carpiden trennt, eine zwischen beiden Körpern gelegene intercalare Einschaltung erfahren. Durch eine derartige Einschiebung würden die epipetalen Staubgefässe in der That in eine Zone ausserhalb der episepalen geschoben werden. Zu diesem Zwecke müssten aber die Staubgefässe selbst aus dem Boden herausgehoben werden, denn ohne Zweifel können sie nicht den Raum, der die episepalen Staubgefässe von einander trennt, gewissermaassen durchpflügen. In dem lückenlosen Verbande der Organe einer jungen Blüthenanlage können aber solche Veränderungen kaum vor sich gehen, wenigstens habe ich nie eine solche Erscheinung wahrgenommen.

Verschiebungen, wie sie an Triglochin vorkommen sollen, sind mechanisch überhaupt nicht zu erklären. Hier haben wir nach der Beobachtung eine bemerkbare intercalare Einschaltung zwischen zwei Blüthenkreisen vor uns, denn der Cyklus der episepalen Staubgefässe ist von dem nächst höheren, dem inneren Perigonkreise, sehr merklich getrennt. Diese Streckung ist ursächlich vollkommen erklärbar. Wie aber mit ihr die Elimination eines zwei volle Internodien betragenden Stengelstückes, nämlich des Stückes zwischen dem ersten Perigonkreis und dem zweiten, ferner des Stückes zwischen dem zweiten Blüthenhüllkreise und den episepalen Staubgefässen dabei real erklärt werden soll, vermag ich nicht zu erkennen.

Die Verschiebungen, welche Celakovsky angegeben hat, sind also durch keine Beobachtung begründet. Er hat sich dadurch täuschen lassen, dass er nicht selbständig die Entwickelung der Blüthen verfolgt hat, sondern dass er vorhandene Zeichnungen, die zum Theil notorisch unrichtig sind, interpretirte. Ich gehe aber noch einen Schritt weiter und behaupte, real sind für solche Verschiebungen keine Erklärungen zu geben, sie sind mechanisch und ursächlich nicht zu begründen und deshalb unmöglich. Will man also in den zweifellosen Fällen, wo die äusseren Staubgefässe vor den Petalen stehen, eine Reconstruction auf die obdiplostemone Blüthenform mit alternirenden Cyklen versuchen, so muss man die Verschiebungen als congenital ansehen, eine Annahme, die nicht weiter widerlegungsfähig ist.

Mit der theoretischen Voraussetzung der Verschiebung allein kann aber die obdiplostemone Blüthe der proteropetalen Reihe noch nicht auf das gewöhnliche Schema der lückenlosen Alternanz gebracht werden. Bei dieser muss vielmehr noch ausserdem eine zeitliche Umkehr der Anlagefolge vorausgesetzt werden. Für Celakovsky[1]) steht „die Möglichkeit einer zeitlichen Umkehr ausser allem Zweifel". Er beruft sich auf das sehr oft in dieser Hinsicht verwandte Beispiel von Tradescantia, wo die drei über den Gliedern des inneren Perigoncyklus liegenden Staubgefässe früher erscheinen als die Kelchstaubgefässe. Dass wir bei den Monocotylen, wie derselbe Gelehrte meint, weniger leicht einer Täuschung ausgesetzt sind als bei den Dicotylen, und dass dieser Fall die Fähigkeit einer besonderen Beweiskraft für die Umkehr in der Anlagefolge haben soll, ist mir nicht einleuchtend. Ich erkenne in der Entwickelungsgeschichte der Blüthe von Tradescantia Virginica, die ich sehr oft aus anderen Motiven untersucht und deren Darstellung, wie sie Payer gegeben hat, mit meinen Beobachtungen vollkommen übereinstimmt, weiter nichts, als dass hier eine Abweichung von dem Gesetze der Alternanz vorliegt, deren wir nun schon so viele gesehen haben. Diese Abweichung ist regelmässig von zwei besonderen Eigenthümlichkeiten der Petalen resp. der Perigonabschnitte begleitet; entweder sind nämlich die Blumenblätter ausserordentlich klein, dies trifft zu für Oxalis, Geranium, die bisher untersuchten Büttnerieen, für Triglochin und Tradescantia, oder sie sind grösser, aber sehr stark kappenförmig vertieft, wie dies namentlich bei vielen Apetalen auffällig hervortritt. Untersucht man die Entwickelungsgeschichte von Urtica, Beta oder Chenopodium, so muss man unbedingt den Eindruck gewinnen, dass an einem anderen Orte die Staubgefässe nicht angelegt werden können, weil der nöthige Raum fehlt. Ich möchte hier ausdrücklich darauf hinweisen, dass man sich nicht etwa durch Bilder, wie sie Payer für die Urticaceen in Taf. 60 Fig. 5 abgezeichnet hat, täuschen lässt. Ein wirkliches Urtheil kann man nur gewinnen, wenn man selbst die Präparate angefertigt hat und diese studirt. Viel besser stellt auf derselben Tafel Fig. 28 das Verhältniss dar, wobei man aber noch bedenken muss, dass die Blüthe mit Gewalt auseinander

1) Celakovsky l. c. 15.

gelegt ist. In Wirklichkeit sind die vier Blätter zusammengeneigt über dem Vegetationskegel, so dass sie sich mit den Rändern dicht berühren und dass auch die benachbarten Füsse der Staminalanlagen fast zusammenstossen. Bei den Nyctaginaceen, die einen genügenden Raum für die Anlage der Staubgefässe zwischen den flachen Gliedern des Perianths gewähren, treten die ersteren auch alternirend auf. Wenn man nun sieht, dass zuweilen die Stellung der Staubgefässe in derselben Familie wechselt, die Microtea Maypurensis z. B. hat, sobald sie isomer ist, vor den Perianthgliedern stehende Staubgefässe, Rivina humilis aber mit jenen alternirende, trotzdem dass beide zu den Phytolaccaceen gehören; so kann man sich der Meinung kaum verschliessen, dass diese Stellungsverhältnisse nicht durch einen bestimmten Bauplan, der in der Blüthe zum Ausdrucke kommt, sondern durch mechanische Ursachen bewirkt werden.

Nachdem ich die Unzulänglichkeit dieser mechanischen Erklärung der obdiplostemonen Blüthen nachzuweisen versucht habe, will ich die bisher gewonnenen Resultate zusammenstellen. Es giebt der Entwickelungsgeschichte zufolge zwei Reihen von obdiplostemonen Blüthen. Die erste umfasst die Rutaceen, Linaceen, Crassulaceen, Meliaceen, Anacardiaceen, Zygophyllaceen, Haloragidaceen, und nach weiteren Beobachtungen, welche ich leider nicht bis auf die frühesten Zustände verfolgen konnte, wahrscheinlich die Francoaceen, Aurantiaceen, Simarubaceen und Burseraceen. Sie ist dadurch ausgezeichnet, dass nach der Anlage der Blumenblätter die Kelchstaubgefässe entstehen, dann erst die Kronstaubgefässe. Welches die ursächlichen Bedingungen sind, dass jene zuerst auftreten, ist bis jetzt nicht genügend bekannt, doch scheint die beträchtliche Grösse der Petalenprimordien und deren flache Form im jüngsten Zustande von Bedeutung zu sein. Die epipetalen Staubgefässe entstehen in variabler Insertionshöhe, sie sind regelmässsig viel kleiner wie die episepalen, so dass in der Zeit, wo die Carpiden angelegt werden, auch bei genau acropetaler Folge die letzteren mit dem Vegetationskegel im Contacte stehen und mechanisch die Stellung der Fruchtblätter bedingen. Die fünf Lappen, in welche sich nämlich der allmälig flacher werdende Körper gliedert, ziehen sich stets in die Lücken, welche die Contactkörper zwischen sich lassen. Da nun die Ecken des Vegetationskegels die Orte für die Entstehung der Carpiden

werden, so stehen dieselben gegen das Gesetz der Alternanz epipetal. Eine Verschiebung der epipetalen Staubgefässe findet nicht statt und kann aus mechanischen Ursachen nicht erfolgen.

Die zweite Reihe schliesst die Büttnerieen, Oxalidaceen und Geraniaceen ein; an die ersteren dürften sich sämmtliche verwandte Tribus, also die Sterculieen, Eriolaeneen, Helictereen, Melochia und Lasiopetaleen anschliessen. Bei diesen genannten Gruppen entwickeln sich die epipetalen Staubgefässe zuerst, dann folgen die episepalen. Da auch hier die ersteren in der Entwickelung hinter den episepalen zurückbleiben, oder wenn sie sich, wie bei den Büttnerieen, kräftiger ausbilden als jene, sie doch tiefer inserirt sind; so bleiben die episepalen immer im Contacte mit dem Vegetationskegel und bedingen hierdurch gleichfalls epipetale Carpidenstellungen. Die mechanische Ursache der früheren Anlage der epipetalen Staubgefässe, welche zwar das Gesetz der acropetalen Folge einhält, aber das der Alternanz durchbricht, scheint in der ausserordentlichen Kleinheit der Petalenanlage zu finden zu sein.

Die beiden Gesetze der regelmässigen Alternanz und der acropetalen Anlagefolge können also für den Blüthenprocess keine allgemeine Geltung beanspruchen. Ich möchte hier noch auf zwei Vorkommnisse aufmerksam machen, in welchen das erstere ebenfalls durchbrochen ist, falls man nicht zu theoretischen Interpretationen seine Zuflucht nimmt, mit deren Hülfe man selbstredend alles erklären kann, soweit man nur unter einer Erklärung nicht eine ursächliche Begründung versteht.

Bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über die Blüthe der Haloragidaceen begegnete mir auch die interessante Gattung Meionectes R. Br. Die einzige Art weicht habituell nicht besonders von den verwandten Pflanzen ab, ist aber durch vollkommenen Hermaphroditismus und den Bau der Blüthen sehr gut verschieden. Die letzteren stehen in der Achsel von laubigen Blättern in dichasischen Sprossverbänden. Jeder Blüthe gehen zwei schuppenförmige Hochblätter voraus, welche als Vorblätter derselben zu den Deckblättern der Blüthen nächst höherer Ordnung werden. Sie ist aus decussirten Paaren aufgebaut. Rechtwinklig zu den Vorblättern sehen wir zwei grössere, äussere quer ziemlich beträchtlich ausgedehnte Blätter von geringer Höhe. Mit diesen kreuzen sich zwei blumenblattartige

Gebilde, die viel länger, aber schmäler sind; sie sind von vorn nach hinten zusammengedrückt, dabei kappenförmig gewölbt. Das Androeceum besteht aus vier Gliedern, die vor den bisher genannten Organen liegen; das dimere Gynaeceum ist transversal.

Wie der Augenschein lehrt, befinden sich die beiden Blätter des ersten Blüthenhüllkreises median. Eine Abweichung von der Decussation kann an der entwickelten Blüthe nicht wahrgenommen werden. Verfolgt man aber die Succession der Paare, so muss offenbar irgendwo eine Störung eingetreten sein, denn sonst wäre nur die mediane Stellung der Carpiden möglich. Um diese aufzufinden musste ich die Entwickelungsgeschichte untersuchen. Zum Glück eignen sich die Blüthen, auch nachdem sie getrocknet worden sind, wegen der etwas fleischigen Beschaffenheit ihrer Organe ganz vortrefflich zu diesem Vorhaben. Ich konnte von der Anlage des ersten Cyklus den ganzen Aufbau auf das Genaueste an Herbarmaterial verfolgen.

Das Primordium, aus dem die Blüthe entstehen soll, hat bereits vom allerersten Anfange an eine, wenn auch geringe, Querstreckung. Nach den Höckern, welche die Anlage der beiden Vorblätter vorbereiten, entsteht zuerst das dem Deckblatt zugewendete Blatt des äusseren Blüthenhüllpaares, nach diesem das hintere desselben. Hierauf treten in den Lücken, d. h. auf den beiden schmäleren Seiten des Primordiums, zwei sehr kleine Hervorwölbungen simultan auf: das Paar des inneren Blüthenhüllkreises. Der allgemeinen Anlage zufolge würde man das nächste Phyllompaar wieder mit dem letzten sich rechtwinklig kreuzend erwarten; dem ist aber nicht so: das erste Paar der Staubgefässe erscheint vielmehr gegen das Gesetz der Alternanz vor den letzten Neubildungen. Es tritt unmittelbar vor den kleinen Höckern auf, welche die Entstehung der späterhin die äusseren Blätter so vielfach überragenden Blumenblätter einleiten. Wenn man nicht genau beobachtet, kann man die Anlage des zweiten der decussirten Paare leicht übersehen; treten dann später die Staubgefässhöcker auf, so gewinnt man vielleicht den Eindruck, als ob die schmalen äusseren sichelförmigen Säume als Excrescenz der letzten aufgefasst werden müssten. Beide scheinen dann aus einem gemeinsamen Primordium hervorgegangen zu sein (Fig. 15).

Das zweite Paar der Staubgefässe tritt zwischen diesen, d. h.

direct vor den beiden ersten Blütbenhüllblättern auf, und die Carpiden endlich fallen wieder in die transversale Ebene der Blüthe.

Der Umstand, welcher bei Meionectes Brownii Lindl. eine Abweichung von dem Gesetze der Alternanz bedingt, liegt meines Erachtens nach in zwei Factoren. Einmal in der auffallend queren Ausdehnung des Blüthenbodens und zweitens in der Kleinheit der Anlage des zweiten der decussirten Paare. Die geringe Ausdehnung dieser Organe scheint mir nur die letzte Veranlassung zu sein, an welcher Stelle die Alternanz durchbrochen wird, nämlich schon bei der Anlage des ersten Paares der Staubgefässe. Wären die ihnen vorausgehenden Glieder von annähernd gleicher Ausbildung gewesen, hätten sich also beide Paare des Blüthenhüllkreises in der Grösse etwa die Waage gehalten, so würde höchst wahrscheinlich die Decussation im Laufe der Ausbildung des Androeceums nicht gestört worden sein. Erst die zwei Carpiden hätten sich dann so gestellt, dass die grosse Axe des Blüthenbodens durch die Mitte beider gegangen wäre. Unter dieser Voraussetzung wäre aber auch ein transversales Paar auf ein in gleicher Richtung angelegtes gefolgt.

Dieselbe mechanische Ursache, nämlich eine erhebliche Querstreckung des Blüthenprimordiums, bedingt wahrscheinlich die Anlage der weiblichen Blüthe von Callitriche. Dieselbe besteht nur aus dem Fruchtknoten, keinerlei Andeutungen von Staubgefässen oder Blumenblättern sind an ihr in rudimentärer Form nachzuweisen; man findet auch keine Spuren derselben im Verlaufe ihrer Entwickelung. Aus der Achsel des Tragblattes erhebt sich ein bald in der Quere sich streckendes Primordium, an dem wenigstens bei unseren Arten constant zwei sehr dünnhäutige kappenförmige Vorblätter erscheinen, welche die Form des inneren Paares der Blüthenhüllen von Meionectes im Kleinen nachahmen; bei Callitriche deflexa A. Br. fehlen diese Organe. Nach ihnen erscheinen in directer Opposition die zwei Carpiden, welche sich später durch zwei auftretende Septen in vier Theile gliedern. Mit Recht bemerkt deshalb Hegelmaier[1]): „Carpidia igitur iis quae supra diximus prophyllis si haec adsunt opponuntur, id quod cum phyllotaxeos regulis non quadrat nec abortu verticilli intermedii explicari potest quia evolutionis historia nulla partium aborientium vestigia suppeditat."

1) Flora Brasiliensis XIII (2). 7. 8.

Eine theoretische Interpretation dieser merkwürdigen Thatsache ist von Seiten der vergleichenden Morphologen nicht versucht worden. Eichler[1]) hielt aus allgemeinen phylogenetischen Gründen einen hermaphroditen Grundplan der Blüthe für wahrscheinlich; meinte aber, dass sich verschiedene Constructionen denken lassen, die alle a priori gleiche Berechtigung hätten. Durch die Beobachtung würde, wie ich oben gezeigt habe, keine gestützt. Ich erkenne auch hier keine andere wirkende Ursache, als dass sich die Carpiden dahin stellen, wo der beste Platz ist. Sobald zwei neue Organe an einem ellipsoidisch ausgedehnten Blüthenboden auftreten, scheinen sie ausnahmslos sich so zu stellen, dass die beiden Glieder in die lange Axe fallen. Für die zygomorphen Blüthen ist dieser Satz ausnahmlos gültig. Ich werde in einer anderen Arbeit darauf hinzuweisen Gelegenheit haben, dass diese Beobachtung für alle Labiatifloren und deren zahllose Verwandte mit dimeren Fruchtknoten zutrifft. Bei allen ist zu gewissen Zeiten eine ansehnliche Streckung des Blüthenbodens nachweisbar, die Carpiden stehen dann immer in der Richtung dieser Streckung, d. h. in der langen Axe der Ellipse. Ich möchte aber noch auf einige andere Blüthenformen mit subactinomorpher Bildung aufmerksam machen, bei denen gewisse Anomalien höchst wahrscheinlich nur durch die gleichen Dehnungsvorgänge bewirkt werden. Die Blüthen vieler Oleaceen, Jasminaceen und auch einiger Rubiaceen wollen sich in die gewöhnlichen Schemata der Stellung decussirt gebauter Blüthen nicht fügen. Zumal die Carpiden bieten nicht selten regelwidrige Stellungen dar. Eichler[2]) glaubte diese Unregelmässigkeiten dadurch beseitigen zu können, dass er unter Umständen Vorblattpaare ergänzte, die „zwar nicht zur Ausbildung gekommen sind, aber doch bewirken, dass sich die Stellung der Blüthen umkehrt". Meine Beobachtungen über diese Pflanzen, zumal an Forsythia viridissima und Jasminum nudiflorum haben keinen definitiven Abschluss gefunden, weil ich die Zeit verpasste, wo die Blüthen sich entwickelten. Indess habe ich doch eine deutliche Streckung des Blüthenbodens constatiren können, in dessen grosser Axe die Staubgefässe auftraten, mit welcher sich rechtwinklig

---

1) Eichler, Blüthendiagramme II. 400.
2) Eichler, Blüthendiagramme I. 235, 242, 261.

die Carpiden kreuzten. Welche aber die Anlage der Cyklenglieder ist, konnte ich nicht sicher feststellen. Dass theoretisch construirte nicht erscheinende Blätter einen Einfluss ausüben sollten, demzufolge die Blüthen irgendwie die Stellung ihrer Cyklenglieder ändern können, halte ich für vollkommen unmöglich.

---

c) Diplostemone Blüthen.

Ich will nach dieser Abschweifung, welche weitere Beiträge zu der Durchbrechung des Gesetzes der Alternanz beibringen sollte, wieder zu den obdiplostemonen Blüthen zurückkehren. Der Satz, welcher aus der Beobachtung dieser Blüthen mit vollkommener Sicherheit uns erwuchs, hiess: die Stellung der Carpiden ist abhängig von den Contactkörpern, unter deren Einwirkung sie sich am Vegetationskegel ausgliedern. Die Probe auf die allgemeine Richtigkeit desselben kann dadurch gemacht werden, dass ich nun die Ausnahmen betrachte, welche ich im Eingange meiner Arbeit bereits nannte. Ich habe dort gesagt, dass die Obdiplostemonie weder ein durchgehender Charakter der Ordnungen, noch der Familien, noch der Gattungen, ja nicht einmal der Arten ist. Ich werde jetzt zu prüfen haben, unter welchen Verhältnissen sich die Fruchtknoten solcher Pflanzen entwickeln, die, obwohl mit obdiplostemonen Gruppen nahe verwandt, doch die Carpiden den Kelchblättern gegenüberstellen.

In der Ordnung der Gruinales haben nahezu alle isomeren Gattungen echt obdiplostemone Blüthen, seien zwei Staubgefässkreise oder sei nur einer entwickelt. Die einzigen Ausnahmen machen die beiden Gattungen Limnanthes und Floerkea, für welche wegen der episepalen Kelchstellungen die eigene Familie der Limnanthaceen geschaffen worden ist.

Verfolgt man nun die Entwickelungsgeschichte von Limnanthes Douglasii, einer nicht seltenen Zierpflanze, die in jedem botanischen Garten unter den Annuellen cultivirt wird, so findet man, dass der Kelch ohne voraufgehende Vorblätter angelegt wird. Dem häufigsten Typus zufolge erscheinen die Sepalen so, dass sich die ersten beiden wie zwei nach hinten convergirende Vorblätter stellen, die übrigen

reihen sich quincuncial an. Die Art und Weise der Anlage hat bei gewissen Primulaceen statt, nach denen man diesen Typus benannte. Die Blumenblätter erscheinen simultan und wie fast immer alternirend. Dann entstehen die Kelchstaubgefässe, welche sehr nahe am Rande des Vegetationskegels auftreten und ein wenig in die kappenförmigen Sepalen einrücken, und nach ihnen vor den kräftigen dreiseitigen Petalen die Staubgefässe des zweiten und hier deutlich inneren Kreises. Der sich lappende Vegetationskegel schiebt bei der Anlage der Carpiden seine Ecken zwischen die letzteren, so dass die Fruchtblätter vor die Kelchblätter zu stehen kommen.

Für die Rutaceen giebt es keine solche abweichende Familie, nur die Gattung Coriaria unsicherer Stellung ist hier anzuschliessen. Ich konnte die Pflanze nicht lebend untersuchen, doch sehe ich aus Payer's[1]) Zeichnungen, welche für die Coriaria myrtifolia wohl richtig sein dürften, dass auch hier die Kronstaubgefässe die Contactkörper des Vegetationskegels zur Zeit der Carpidenanlage sind. Namentlich die Figuren 5 und 6 lassen an Klarheit der Darstellung nichts zu wünschen übrig.

Unter den Aurantiaceen hat uns Baillon die Triphasia trifoliata als eine Pflanze kennen gelehrt, welche unter sonst echt obdiplostemonen Genossen (sobald die Blüthen isomer sind) episepale Carpidenstellung zeigt. Ich habe die Pflanze nicht untersuchen können, muss mich also weiterer Bemerkungen über sie enthalten.

Sehr auffallend ist das Vorkommen von Gattungen mit episepaler Carpidenstellung unter den Sterculiaceen mit vielen hundert Arten, die durch echt obdiplostemonen Bau gekennzeichnet sind. Die Tribus der Dombeyeen konnte ich leider nicht in der Blüthenentwickelung verfolgen, da gerade kein Vertreter derselben in den Gewächshäusern zur Blüthe kam. Zeichnungen über die Vorgänge bei der Entwickelungsgeschichte liegen nicht vor. Den Angaben Baillon's aber, welcher Dombeya Wallichii nach dieser Richtung untersuchte, ist für meinen Zweck nichts zu entnehmen, weil er keine Zeichnungen mitgetheilt hat. Eichler hatte in den Blüthendiagrammen die Verhältnisse von Dombeya Bruceana nicht richtig wiedergegeben; grosse schleimführende Gänge in den Dissepimenten pressen die

1) Payer, Organogénie de la fleur t. 10, Fig. 1—15.

Fächer des Fruchtknotens so zusammen, dass man die ersteren leicht für die letzteren nehmen kann. Bei der erwähnten Gattung müssen offenbar die Staubgefässadelphieen näher an den Vegetationskegel heranrücken, als die sterilen Elemente des episepalen Kreises. Welche Folge der Anlagen aber hier eingehalten wird, ob die epipetalen Staubgefässgruppen zuerst angelegt werden, oder zu zweit, dies zu untersuchen ist eine äusserst interessante Aufgabe, welche von demjenigen aufgenommen werden sollte, der in der glücklichen Lage ist, über Material verfügen zu können.

Die an Arten sehr reiche Gattung Hermannia, welche mit den Dombeyeen nichts gemein hat, sich vielmehr sonst an die Gattung Melochia recht gut anschliesst, hat ebenfalls episepale Carpidenstellung in dieser Familie. Um die Ursachen dieses Verhaltens zu ergründen, untersuchte ich eine ziemlich grosse Anzahl von Arten sowohl aus der Gruppe Euhermannia als aus der Section Mahernia, die früher vielfach als eigene Gattung angesehen wurde. Als das geeignetste Object kann ich wegen des völligen Fehlens einer Behaarung die Hermannia (Euhermannia) denudata empfehlen. Abweichungen von dem hier beobachteten Verlaufe in der Entwickelung der Blüthen habe ich an anderen Arten nicht wahrgenommen. Ich werde wegen der interessanten Entwickelung des Blüthenstandes mit seiner eigenthümlichen Beiknospe ein wenig eingehender die Verhältnisse schildern, da ich später von dieser Beschreibung noch weiteren Nutzen zu ziehen gedenke.

Die Blüthenstände bestehen aus Blüthenpärchen, welche in den Achseln der zweizeilig geordneten Blätter ihren Ursprung nehmen. Fig. 9 stellt die Sprossspitze eines lebhaft wachsenden Astes einer Hermannia dar: v ist der Vegetationskegel, f ist ein sichelförmiger Ringwall, welcher die Andeutung für die Entstehung des jüngsten Blattes darstellt; f^1 ist das nächst ältere Blatt mit seinen beiden grossen lateralen Nebenblättern stip. Es ist zurückgeschlagen und so sehen wir in seiner Achsel drei der Grösse nach verschiedene ovale Höcker, von denen zwei die grosse Axe in der Mediane, ein vorderer sie quer dazu orientirt hat. Der Grössenunterschied zwischen den beiden gleichsinnig gelegenen ist ziemlich auffällig, auch sind die beiden Höcker dem vorderen quergestellten an Ausdehnung überlegen. Die beiden paarig verbundenen Höcker sind der Blüthen-

stand, der vordere dagegen ist die Beiknospe der Inflorescenz. Die in dieser Zeit ausserordentlich kleinen Vorblätter der Priman- und Secundanblüthe können an der Zeichnung nicht gesehen werden, sie liegen am Grunde und werden von den Primordien verdeckt. An den vollkommen entwickelten Blüthen bilden sie ein mehr oder weniger hoch verwachsenes Involucrum, in dessen Abschnitten Eichler nur zwei Elemente gesondert wissen wollte, nämlich das α- und β-Vorblatt der Primanblüthe, von denen das erste in zwei Stipeln, das zweite aber als selbständige Spreite mit zwei Nebenblättern entwickelt sein sollte. Aus der Vertheilung der Blättchen, welche beobachtet wird, wenn sich dem Blüthenpärchen eine dritte Blüthe hinzugesellt, will mir diese Auffassung nicht ganz zutreffend erscheinen, ich glaube vielmehr, dass hier ganz ähnliche Involucralbildungen vorliegen, wie bei Corchorus und Triumfetta, indess würde mich die Begründung meiner Ansicht, die kurz darauf hinausläuft, dass die für Stipeln gehaltenen Organe Bracteolen sind, zu weit führen.

Die Entwickelungsgeschichte lehrt, dass die Beiknospe von Hermannia der Entstehung nach eine untere ist. Wenn sie also später, wie Eichler[1]) nach den fertigen Zuständen richtig dargestellt hat, seitenständig gefunden wird, so ist diese Stellung nicht, wie er meinte, die ursprüngliche, sondern eine erst durch secundäre Wachsthumsprocesse erworbene. Die Ursache der Ortsveränderung liegt, wie man durch Beobachtung leicht feststellen kann, darin, dass sich die Primanblüthe viel kräftiger entwickelt als alle übrigen Organe, die sich neben ihr in der Blattachsel befinden. Der Achselgrund, welcher als Anheftungsstelle der Blüthen und der Beiknospe dient, wächst nicht gleichförmig auf beiden Seiten der Mediane, sondern dehnt sich an meiner Figur auf der linken Seite mehr aus, wie auf der rechten. Der so entstehende Raum wird von der rapid heranwachsenden Primanblüthe ausgefüllt, so dass sich diese zwischen Stipel und Beiknospe einschiebt. Auf solche Art wird die ursprünglich untere Beiknospe in eine seitliche Stellung gebracht. Indem nun die Secundanblüthe aus der Primanblüthe ihren Ursprung nimmt, kommt diese mit jener in unmittelbare Berührung des Tragblattes

1) Eichler, Blüthendiagramme II, 273, Fig. 109. Kn.

und die Beiknospe liegt ausnahmslos neben ihr. Dies ist ein Vorgang, welcher sich schon lange vor der Anthese vollzieht. Untersucht man also nur weiter vorgeschrittene Knospen, so wird man über die wirkliche Disposition keinen klaren Aufschluss erhalten.

Die Entwickelung des Kelches vollzieht sich wie bei allen Sterculiaceen so, dass s^1 schräg vorn an dem ersten Vorblatte liegt, s^2 befindet sich median nach der Axe zu, die übrigen Sepalen schliessen sich in quincuncialer Folge an. Während aber bei den bisher betrachteten Büttnerieen der Vegetationskegel immer stark abgeflacht war, wölbt er sich hier (Fig. 10) hoch empor und erzeugt in schneller Folge erst fünf Blumenblätter und direct über ihnen in einer relativ nicht geringen Entfernung die fünf epipetalen Staubgefässe (Fig. 11). Die Petalenhöcker sind hier winzig klein; aber auch bei dieser Pflanze gelang es mir auf Längsschnitten unzweifelhaft nachzuweisen, dass sie vor den Staubgefässen erscheinen. Hermannia denudata ist ein sehr gutes Object, an dem man auch die Theilungsvorgänge der Zellen, welche die Ausgliederung der Petalen und der Staubgefässe einleiten, klar und leicht sehen kann. Der Herd der in dieser Rücksicht wirkenden Zellvermehrung liegt in der zweiten Periblemschicht des Vegetationskegels.

Diese Erfahrung spricht gegen die von Pfeffer[1]) geäusserte Ansicht, dass bei Hermannia „die Kronanlagen als dorsale Segmente sich aus den Staubgefässen“ bildeten. Der erwähnte Autor hat H. venosa untersucht, die ich nicht prüfen konnte, bei H. denudata aber, ferner bei H. angularis und hirsuta, sowie bei H. (Mahernia) diffusa Jacq. habe ich deutlich den von mir geschilderten Vorgang wahrgenommen. Die erwähnten Arten sind noch besonders dadurch ausgezeichnet, dass zwischen den Orten der Allwärtstheilung der Zellen, welche die Petalen erzeugen, und denen, welche zur Entstehung der Staubgefässe Veranlassung geben, ein ziemlich grosser Zwischenraum liegt, der sich nicht an der Ausgliederung von Lateralorganen betheiligt.

Sind die Staubgefässe einmal angelegt, so wachsen sie äusserst schnell heran und lassen in kurzer Frist die winzig kleinen Blumenblätter an Grösse weit hinter sich (Fig. 12). Zunächst ist der

---

1) Pfeffer in Pringsheim's Jahrb. VIII. 194.

Vegetationskegel immer noch gewölbt, wenn auch weniger stark wie vordem, dann flacht er sich ab, und indem er sich endlich vertieft, bildet er jene fünf Lappen aus, die wir schon so oft als die Andeutung erkannt haben, dass die Carpiden angelegt werden. Diese fünf Strahlen schieben sich zwischen die Contactkörper hinein (Fig. 13). Als solche fungiren die fünf epipetalen Staubgefässe. Indem nun die Carpidenanfänge die zwischen ihnen befindlichen Lücken ausfüllen, müssen sie vor die Kelchblätter treten. Also auch hier wird die Stellung durch den Blüthenbau ursächlich erklärt.

Die Familie der Caryophyllaceen zeigt eine ganz besonders reiche Mannigfaltigkeit von Gattungen auf, bei denen die Carpidenstellung oft in der nächsten Verwandtschaft wechselt. Der erste Botaniker, welcher, soweit ich die Litteratur zu verfolgen vermag, diese Verhältnisse einer gründlichen Untersuchung unterzog, war Al. Braun[1]). Am häufigsten ist hier die episepale Stellung der Fruchtblätter. Sie kommt vor bei Melandryum, Eudianthe, Lychnis, Coronaria, Viscaria, bei den isomeren Silenen, ferner bei vielen Alsineen, wie Cerastium Arenaria, Honckenya, sobald die Zahl der Carpiden mit der der Glieder der übrigen Blüthencyklen übereinstimmt. Epipetal stehen dagegen die Fruchtblätter bei Agrostemma, Ubelinia, Spergula, Malachium und Sagina.

Ich habe von beiden Gruppen einzelne Vertreter entwickelungsgeschichtlich auf ihren Blüthenaufbau genau geprüft, nachdem ich mich über die Richtigkeit der Stellungsangaben an vollkommen ausgebildeten Blüthen aller genannten Gattungen überzeugt hatte. Von den Gattungen mit episepalen Carpiden studirte ich Melandryum album und Lychnis coronaria, von denen mit epipetalen Malachium. Ich möchte hier zunächst vorausschicken, dass die Darstellung, welche Payer über die Entwickelung des Cerastium Biebersteinianum (diese Pflanze ist eine botanische Seltenheit, sollte Payer nicht vielmehr das ähnliche, so häufig cultivirte C. tomentosum zum Gegenstande seiner Darstellung gewählt haben?) gegeben hat, wohl nicht richtig ist. Bei allen Cerastien, die ich untersuchte, haben die Carpiden episepale Disposition. Damit stimmen aber die Zeichnungen nicht,

1) Al. Braun in Flora 1843, p. 349 ff.

welche Payer auf Taf. 72, Fig. 9—18 entworfen hat. Aus dem Contacte, wie er in Fig. 9 zu erkennen ist, würde ich voraussetzen, dass die Carpiden epipetal stehen müssten. Diese Vermuthung ist um so wahrscheinlicher, als er in allen folgenden Figuren, die nur den Fruchtknoten wiedergeben, die Orte der Carpidenanlagen in diesem Sinne orientirt zum Ausdrucke gebracht hat. Ich kann diese Vermuthung zwar nur mit grosser Reserve aussprechen, da ich leider Cerastium zu untersuchen unterlassen habe. Wenn ich aber von Melandryum album, Lychnis und Coronaria schliessen darf, so scheinen mir die Darstellungen nicht unbedingt richtig.

Ich will nun kurz meine Beobachtungen an den Gattungen Melandryum und Lychnis schildern. Kelch- und Petalenanlagen bieten nichts besonderes. Die Staubgefässcyklen entstehen so, dass der episepale Kreis zuerst erscheint. Dann folgt der epipetale und zwar besonders bei Melandryum in so deutlich höherer Insertion, dass die Glieder desselben als Contactkörper für den Vegetationskegel fungiren, wenn derselbe die Carpiden anlegt (Fig. 16). Die Stellung derselben muss also episepal werden. Einiger Erwähnung würdig scheint mir die Thatsache zu sein, dass sich die männlichen und weiblichen Blüthen von Melandryum album vollkommen gleich verhalten. Auch bei den letzteren treten die Staubgefässe in genau derselben Weise hervor, wie bei den ersteren, so dass man absolut nicht im Stande ist, zur Zeit, wo sich die Carpiden ausgliedern, beide Geschlechter von einander zu unterscheiden. Erst nachher beginnt die Differenz. Bei der weiblichen Blüthe wächst nämlich der Fruchtknoten so ausserordentlich stark, dass die Staubgefässe im wahren Sinne des Wortes an die Wand gedrückt werden und vollkommen verkümmern. In jüngeren Knospen ist ihre Anwesenheit noch leicht zu erkennen, weil sie sich bei der gemeinschaftlichen Kleinheit der Organe von den Carpiden gut abheben. Später treten sie vor dem Körper des Fruchtknotens sehr zurück. Einmal aber auf sie aufmerksam geworden, war ich jederzeit im Stande, ihre Anwesenheit auch noch bei der Anthese als etwa $^1/_6$ mm grosse Spitzchen nachzuweisen, welche die Basis des Ovariums wie ein niedriges, zehnzackiges Kränzchen umsäumen.

Die Caryophyllaceen mit epipetaler Stellung der Carpiden entwickeln sich fast ganz genau wie die mit episepalen Fruchtblättern.

Der Unterschied liegt nur darin, dass die epipetalen Staubgefässe bei Malachium aquaticum, das besonders instructiv ist, tiefer inserirt sind, als bei Melandryum. Dieses Verhältniss wird von der Payer'schen Tafel 73 sehr schön dargestellt; besonders Fig. 9 giebt ein recht anschauliches Bild davon. Ob der zweite Staubgefässkreis in gleicher Höhe mit dem ersten oder höher inserirt ist als der erste, konnte ich nicht mit voller Sicherheit constatiren, doch schien mir eher das letztere der Fall zu sein. Jedenfalls bilden die grossen episepalen Primordien die Contactkörper des Vegetationskegels, und diese bedingen die epipetale Lagerung der nun hervortretenden Carpiden. Fig. 17 giebt ein Contactbild von Malachium wieder, welches einer zufällig viergliedrigen Blüthe entnommen wurde.

Die von mir oben erwähnten Arten der Gattung Pavonia, welche im Gegensatze zu einer Reihe anderer mit epipetaler Carpidstellung, sich durch eine episepale auszeichnen, konnte ich leider entwickelungsgeschichtlich nicht untersuchen; indess zweifle ich nicht, dass seiner Zeit eine daraufhin gerichtete Prüfung keine anderen Erfahrungen im Grossen und Ganzen zu Tage fördern wird, als sie bis jetzt bekannt wurden. Abweichungen minder wichtiger Art hingegen werden sich bei weiterer Ausdehnung der Forschungen noch mannigfacher offenbaren. So stehen bei Pavonia, wie uns entwickelungsgeschichtliche Studien von Baillon und Payer zu erkennen geben, die Staubgefässe nicht einzeln über den Gliedern eines bestimmten Cyklus, sondern ähnlich wie ich dies von Theobroma schon oben andeutungsweise bemerkte, in geselligeren Verbänden, die sich aus einem einheitlichen Primordium ausgliedern. Zwischen diesen Gruppen finden sich staminodiale Spitzen des Tubus stamineus, deren Entstehung mir noch nicht ganz sicher ergründet scheint. Carpidenprimordien werden ihrer zehn angelegt, die zwar alle Griffel erzeugen, von denen sich aber nur die fünf abwechselnden weiter entwickeln und Eichen anlegen. Nach den Beobachtungen an völlig entwickelten Blüthen müssen einmal die episepalen, ein anderes Mal die epipetalen Carpiden zur Entfaltung gelangen, und es ist gewiss von hohem Interesse zu ermitteln, welche Ursachen diesen Wechsel bewirken.

Bei weitem das interessanteste Vorkommen in der Pflanzenwelt, welches ich bezüglich der Verschiedenheit der Carpid-

stellung kenne, bietet Rhodiola rosea. Dieses Gewächs steht der Gattung Sedum so nahe, dass in der That neuere Autoren, wie Baillon, Bentham und Hooker, dem Beispiele de Candolle's gefolgt sind und es einfach in dieselbe eingeschlossen haben. Der einzige Unterschied, welcher zwischen beiden Gattungen besteht, ist die Diclinie und nach anderen Erfahrungen kann man diesem Merkmale keine erhebliche Bedeutung beimessen. Die Entwickelungsgeschichte der männlichen Blüthe bietet bis zur Anlage der Fruchtblätter ganz das Bild, welches wir bei Sedum spectabile Bor. verfolgen, nur bleiben die Carpiden, trotzdem dass sie sich sonst ganz normal verhalten, steril. Die Uebereinstimmung mit denen der fertilen einer hermaphroditen Sedumart geht sogar so weit, dass jene kleinen Fruchtblattrudimente die dorsale Grundschuppe entwickeln, die nahezu allen Crassulaceen eigenthümlich ist und welche erst ziemlich spät nach der Ausbildung der Carpiden erscheint. Die weibliche Blüthe ist viel einfacher gebaut. Auf den Kelch folgen die isomeren Petalen, dann aber ohne die geringste Spur von Staubgefässanlagen, der Carpidencyklus. Während in der männlichen Blüthe, wie bei allen Crassulaceen, aus den oben entwickelten Ursachen, die Rudimente der Fruchtblätter epipetal stehen, finden wir sie bei der weiblichen Blüthe episepal. Diese auffallende Thatsache wird aber durch die Entwickelungsgeschichte ursächlich begründet. Während nämlich dort die Contactkörper des Vegetationskegels zur Zeit der Fruchtblattentwickelung episepal standen, sind sie hier die Petalen selbst und diese bedingen, dass die vier Lappen, in welche sich der Vegetationskegel differenzirt, in die Lücken treten, die zwischen ihnen vorhanden sind.

Diese merkwürdige Stellung ist schon längere Zeit bekannt gewesen; so finde ich sie bereits sehr kenntlich in Bentham's Flora von Gross-Britannien abgebildet; aber erst Eichler hat sie erörtert und ihre Eigenthümlichkeit hervorgehoben. Er meinte[1]), dass sich „dafür verschiedene Gründe denken lassen, z. B. dass die Kelchstamina der männlichen Blüthe in der weiblichen zu Carpiden verwandelt werden, die Kronstamina unterdrückt sind, oder dass bei Ausfall des Androeceums in der weiblichen Blüthe die Petalen bestimmend auf die Carpidstellung einwirken und sie in Alternanz zu

1) Eichler, Blüthendiagramme II. 418.

ihnen brächten u. s. w."; doch wusste er eine ganz zweifellose Erklärung dafür nicht zu geben und empfahl die Sache, welche ohne Analogie dasteht, dem weiteren Studium. Es war Eichler, welcher einer mechanischen Auffassung des Aufbaues der Blüthen durchaus abhold war, vielmehr daran gelegen, einen formalen Grund als eine reale Ursache über eine befremdende, sogenannte anomale Erscheinung aufzusuchen: deswegen ging er auch über die wirkliche Ursache hinweg, indem er sie mit einer blossen Umschreibung des Sachverhalts auf die gleiche Stufe stellte. Denn wenn er meinte, dass die episepalen Staubgefässe sich in Carpiden verwandelt hätten, die epipetalen aber weggefallen wären, so kann ich in dieser Darstellung nichts anderes erblicken. Erinnerte er also auch an die Möglichkeit der ursächlichen Beeinflussung der Carpidstellung durch die Petalen, so ist ihm doch kaum die Bedeutung dieser Ursache genügend klar gewesen.

Celakovsky hat den Fall von Rhodiola rosea nicht in den den Kreis seiner Betrachtung gezogen; dagegen ist eine Erklärung der übrigen episepalen Carpidstellungen mitgetheilt. Ich halte es für nothwendig, noch ein paar Augenblicke darauf einzugehen. Er kommt dabei auf eine frühere Anschauung zurück, nämlich auf die Fixirung einer ursprünglichen Stellung durch Vererbung. Er denkt sich, dass in den Vorfahren der obdiplostemonen Blüthen eine regelmässige Alternanz sämmtlicher Cyklen stattgefunden hat. Diese muss zur Folge haben, dass die Carpiden episepal stehen. So erscheint ihm denn die allein in der ganzen Verwandtschaft der Gruinales mit episepalen Carpiden ausgestattete Blüthe von Lymnanthus nach dem phylogenetischen Vergleiche als die „Normalblüthe". Erst später glaubt er, ist die von ihm vorausgesetzte Verschiebung des epipetalen Staubblattkreises nach aussen eingetreten, und diese Verschiebung hat in den meisten Fällen den Uebergang der Carpiden in die epipetale Stellung zur Folge gehabt. War aber ihre episepale Stellung in einer Gattung erblich fixirt, so konnte die Verschiebung der Staubgefässe ihre Wirkung nicht äussern, ein Fall, der z. B. bei Cerastium und dem Gros der Caryophyllaceen vorliegt. Im Laufe seiner weiteren Folgerungen kommt dann Celakovsky zu dem Resultate, „dass für alle Polypetalen und vielleicht auch für die Monopetalen die pentacyklische Blüthe, d. h. die mit zwei

Staminalkreisen, ebenso als typisch anzusehen sei, wie bei den Monocotylen.

Nach den zahlreichen Beobachtungen, welche ich oben mitgetheilt habe, scheint mir die Annahme einer erblichen Fixirung der Carpidenstellung, die mir nicht recht einleuchten will und welche immer nur einen subjectiven Werth haben kann, überflüssig. Die Disposition ist vielmehr in allen Fällen durch den Contact mit den benachbarten Organen mechanisch erklärt, und somit ist jede Hypothese überflüssig. Rhodiola rosea würde überdies die Sache deshalb schwierig machen, weil man für die männliche Blüthe von einer solchen Fixirung absehen müsste, die für die weibliche nothwendig bliebe. Soweit mir aber die Grundsätze der phylogenetischen Methode klar geworden sind, glaube ich für sie in einer solchen Annahme einen bedenklichen Widerspruch zu erkennen.

Ich habe mir grosse Mühe gegeben, noch ähnliche Wechselstellungen der Carpiden in diclinen Blüthen aufzufinden. Wenn ich hier die Euphorbiaceen verwerthen darf, so sind solcher Fälle auch noch einige vorhanden. Indess passen sie deswegen doch nicht ganz hierher, weil die anzuziehenden Pflanzen, wie z. B. die grossen Gattungen Sebastiana, Gymnanthes und Excoecaria in den männlichen Blüthen keine Pistillrudimente besitzen. Man kann also von ihnen nur sagen, dass die Carpiden genau dieselbe Stellung haben, wie die Staubgefässe in der männlichen Blüthe. Die in die Nähe der Hamamelidaceen gehörigen Gattungen Myosurandra und Mysothamnus würden sich hier ebenfalls anführen lassen. Von echt obdiplostemonen Blüthen schienen mir die Haloragidaceen entsprechende Verhältnisse aufweisen zu müssen. Die Gattung Myriophyllum ist z. B. nach den Beschreibungen, was den Blüthenbau anbetrifft, ganz ähnlich beschaffen wie Rhodiola. Auch hier hat die männliche Blüthe, wie ich oben auseinandersetzte, vier Carpidenrumente epipetaler Stellung. In der weiblichen sollen die Staubgefässe fehlen und deswegen erwartete ich, dass die Carpiden sich epipetal stellen würden. Die Untersuchung zeigte, dass meine Voraussetzung nicht begründet war, denn die Fruchtblätter standen auch in der weiblichen Blüthe epipetal. Die genaue Prüfung zeigte nun, dass ganz wie bei Melandrium album die Staubgefässe in der Anlage vorhanden waren, dass sie aber später im Wachsthum zurückbleiben und in der voll

entwickelten Blüthe als kaum bemerkbare Schüppchen sich geltend machen. Eine andere Gattung war Serpicula, welche mir die Verhältnisse von Rhodiola zu bieten versprach. Hier waren in der That an der weiblichen Blüthe keine Spuren der Staminalcyklen zu erkennen. Aber auch Serpicula repens besass doch epipetale Carpiden (Fig. 18). An dieser Art fand ich denn, dass nicht blos die Stamina vollkommen verschwanden, sondern dass auch die Petalen in Wegfall gerathen waren. Die Fruchtblätter, unmittelbar unter dem Contacte der Sepalen, mussten natürlich die gleiche epipetale Stellung annehmen, welche die Stilodien in der männlichen zeigten.

Ich will nun zum Schlusse noch einige Blüthen betrachten, in denen gewisse abnorme Stellungserscheinungen am Fruchtknoten zum Ausdrucke kommen, unbeschadet dessen, dass sie, streng genommen, nicht zu den obdiplostemonen Formen gehören.

---

d) Die Stellung der Narben an unterständigen Fruchtknoten.

Bei Melandryum album habe ich oben den Gedanken ausgesprochen, dass die Reduction der Staubgefässe von dem Drucke bewirkt worden sein könnte, welchem dieselben durch die übermässige Vergrösserung des Fruchtknotens ausgesetzt sind. Es giebt nun eine Reihe von Gewächsen, bei denen sich nur ein Glied eines bestimmten Cyklus ganz erheblich vergrössert. Im Gefolge der ungleichförmigen Entwickelung findet sich regelmässig eine Reduction gewisser Organe in diesen Blüthen; ich zweifle nicht, dass wenigstens in bestimmten Fällen die Verminderung der Cyklenglieder oder die Verkümmerung derselben durch den Druck hervorgerufen wird, den jener Körper, indem er unmittelbar auf ihnen lastet, ausübt. In dieser Hinsicht kommen die Valerianaceen, die Gattung Mangifera, Vochysia, Qualea, Salvertia von den Vochysiaceen, besonders aber die Zingiberaceen und Orchidaceen in Betracht. Ich habe zwar die genannten aussereuropäischen Gattungen, soweit ich konnte, untersucht und eben auf Grund meiner Beobachtungen die Vorstellung gewonnen, dass diese Einwirkung sehr wahrscheinlich ist; war aber doch nicht im Stande, da mir für die jüngsten Zustände das Ma-

terial fehlte, die Sache bis in die ersten Anfänge zu verfolgen. Auch bezüglich der Orchidaceen musste ich mich mit einer Nachprüfung der Payer'schen entwickelungsgeschichtlichen Darstellung an Calanthe veratrifolia Lindl. begnügen. Die Zingiberaceen dagegen vermochte ich ein wenig genauer zu studiren.

Diese Familie ist bekanntlich durch ein Staubgefäss charakterisirt, welches vom Anfange seiner Entstehung an sich ausserordentlich vergrössert und den Innenraum der Blüthe ganz ausfüllt. Es ist nun nicht undenkbar, dass in dieser ungewöhnlichen Entwickelung die Ursache liegt, welche das Schwinden der übrigen Staubgefässe resp. die Umbildung derselben bewirkt hat. Ich habe eine grosse Anzahl von Blüthen aus dieser Familie untersucht, welche den Gattungen Globba, Amomum, Costus, Zingiber, Curcuma, Alpinia und Tapeinochilus angehörten; es waren im Ganzen 12 Arten, von denen ich zwei der Blüthenentwickelung nach, nämlich Globba strobulifera und Curcuma Roscoeana Wall. lebend und in Spiritus conservirt, prüfen konnte.

Die theoretische Deutung der Blüthe ist schwierig, was schon daraus hervorgeht, dass Eichler vom Jahre 1873 bis 1884 drei verschiedene Ansichten darüber vertreten hat. Da sich seine letzte hauptsächlich auf die Entwickelungsgeschichten der Blüthen gründet, welche Payer[1]) von Alpinia nutans Rosc. (oder wie sie besser heisst: A. speciosa m.)[2]) und Baillon[3]) von Zingiber officinale L. mitgetheilt haben, so will ich zunächst diese nach meinen eigenen Beobachtungen vorführen.

Von Globba strobilifera besitzt das königliche botanische Museum Spiritus-Material, welches es der Güte des Herrn Prof. Grafen zu Solms-Laubach verdankt; es stammt aus Java. Curcuma Roscoeana Wall. blühte im hiesigen botanischen Garten. Beide Pflanzen verhalten sich, gewisse weniger wichtige Nebendinge abgerechnet, vollkommen gleich. Der Blüthenstand von Globba ist eine zusammengesetzte Traube. Aus der Achsel von spiralig gestellten, ziemlich kleinen Bracteen entwickeln sich kurze Zweige, die mit Blüthen

1) Payer, Organogénie de fleur 674. t. 144.

2) Die Begründung dieser Veränderung des Namens werde ich in meiner Flora von Kaiser-Wilhelmsland veröffentlichen.

3) Baillon in Adansonia XI. 204. t. 12.

besetzt sind. Die Gattung Curcuma ist bekanntlich durch sehr grosse, fast dütenförmige, gefärbte Deckblätter ausgezeichnet, deren seitliche Ränder fast ganz der kräftigen Spindel angewachsen sind; auf dem untersten Grunde des trichterförmigen Holzraumes sitzen die gestauchten Specialinflorescenzen. In beiden Geschlechtern sind die letzteren sympodial zusammengesetzt. Bei Globba folgt auf das Deckblatt ein rechtwinklig dazu gestelltes Vorblatt, welches die Secundanblüthe umschliesst, ohne dass die Ränder verwachsen. Das Vorblatt liegt in den Specialinflorescenzen desselben Gesammt-Blüthenstandes bald rechts, bald links, ohne dass ich bis jetzt eine bestimmte Ordnung in dem Wechsel auffinden konnte. Ihm schräg gegenüber, etwas nach hinten gerückt, befindet sich das erste Kelchblatt, das zweite, ebenfalls nach der Axe gekehrt, fällt auf die Bracteole zu, das dritte liegt median nach vorn. Der zweiten Blüthe geht ebenfalls eine Bracteole voran, welche zum Deckblatte der dritten Blüthe wird; auch sie divergirt etwa um 90° gegen das Deckblatt der zweiten resp. das Vorblatt der ersten Blüthe, liegt aber doch sehr deutlich ein wenig mehr nach hinten, gerade so wie ein ähnliches Verhalten bei Canna gesehen wird. Die Secundanblüthe ist bei Globba strobulifera in allen Fällen zur Primanblüthe gegenläufig, was also einen wickelartigen Verband andeutet. Das erste Kelchblatt liegt dementsprechend nach der Axe zu gekehrt auf der Seite des Deckblattes, das zweite nach der Primanblüthe hin. Der Fall[1]), welchen ich an Canna als relativ häufig nachgewiesen habe, ist hier bei regelmässiger Succedananlage der Kelche normal und ohne Ausnahme. Die dritte Blüthe hat ihr Vorblatt zwischen der Primanblüthe und der eigenen Anlage; diese selbst entwickelt sich wieder antidrom zur Secundanblüthe. Jene, welche bei Globba nun die letzte zu sein scheint, besitzt ein fast um 180° gegen das Deckblatt gewendetes Vorblatt, sie ist aber nicht, wie man mit Recht erwarten kann, homodrom mit der Secundanblüthe, sondern antidrom, also ist sie homodrom zur vorhergehenden gebaut. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Beobachtung zu oft überzeugt, als dass hier ein Irrthum vorliegen könnte: während die ersten drei Blüthen eine Wickelverbindung darstellen, verfällt die letzte in den Schraubel-

---

1) Schumann in Berichten der deutsch. bot. Gesellsch. 1888, p. 55.

typus. Ich werde über diese und ähnliche Blüthenstände bald eine ausführlichere Untersuchung veröffentlichen, gehe deswegen hier nicht weiter darauf ein, sondern will nur bemerken, dass diese Verhältnisse eine weitere Illustration zu meinen über die Cannablüthenstände mitgetheilten Beobachtungen liefern. Fächelartige Verbindungen, wie sie Eichler an Hedychium beschreibt, habe ich nicht wahrgenommen. Die Blüthe selbst entsteht nun so, dass sich in der Achsel des Tragblattes ein Höcker bildet, der die Bracteole seitlich erzeugt. Globba unterscheidet sich also von Zingiber dadurch, dass die Bracteole seitlich, nicht adossirt an der Blüthenaxe hervortritt, und schliesst sich in dieser Hinsicht an Alpinia nutans an. Unmittelbar nach der Bracteole erscheinen in derselben Folge, welche ich oben nach der Deckung angegeben habe, die drei Kelchblätter in succedaner Ausgliederung. In die Lücken zwischen diesen zieht sich als Andeutung der Petalenanlage der Vegetationskegel hinein. Dieser ändert in kurzem seine Form: er stellt nämlich bald keine regelmässige Kugelkappe mehr dar, sondern zeigt eine Anfangs schwache, bald aber sehr stark ausgeprägte Erhöhung auf der Rückseite, er wird nach vorn zu abschüssig. Die dorsale Erhebung schreitet nun allmälig weiter auf die Bractee zu vor; dabei entsteht auf ihrem Scheitel eine leichte Furchung. Der grosse, alle übrigen Organe dominirende Höcker nimmt jetzt wohl mehr als $^2/_3$ des ganzen Blüthenbodens ein: er ist, wie man in diesem Zustande (Fig. 19) schon klar erkennt, das einzige fertile Staubgefäss der Blüthe. Der Ort seiner Entstehung liegt unmittelbar vor dem dorsalen Blumenblatte; würde man sich nicht durch mediane Längsschnitte überzeugen, so könnte man glauben, dass es sich der Zeit nach vor dem Petalum gebildet hätte und dass das letzte eine dorsale Excrescenz desselben wäre. Wie das Staubgefäss, ohne dass irgend welcher alternirender Kreis vorausgegangen ist, vor dem Blumenblatte entstanden ist, so bilden sich auch direct vor den beiden vorderen Petalen einzelne, ziemlich in die Breite gestreckte Höcker aus (Fig. 19), welche bei Curcuma wie bei Globba jene Wulstform zeigen, die Baillon für Zingiber abbildet. Kurze Zeit nach ihrer Entstehung werden sie aber von den beiden Theken des fertilen Staubgefässes berührt und dieses drückt in ersichtlicher Weise auf sie. Man erkennt den Einfluss der Belastung daran, dass sich die

ursprüngliche Form verändert, sie werden flach und zeigen endlich eine concave Oberfläche, so dass sie die Gestalt annehmen, welche den Blumenblättern eigen zu sein pflegt. Sehr bald verschmelzen die beiden Primordien an ihrer Berührungsstelle, sie bilden ein einheitliches Organ, welches sich durch Vergleich mit späteren Zuständen als das Labellum erweist. Nachdem die zwei vorderen Höcker vor den Petalen entstanden sind, weitet sich der Blüthenboden und vertieft sich. Die Anlage des Fruchtknotens wird vorbereitet. Die Oeffnung, durch welche die Höhle oben begrenzt wird, ist gleichschenklig dreiseitig, wobei der Winkel an der Spitze stumpf ist. Ehe aber die Carpiden zum Vorschein kommen, entstehen an der Basis des fertilen Staubgefässes noch zwei Blättchen (Fig. 20), welche in der ersten Anlage und auch wohl später noch leicht übersehen werden können, da sie den hinteren Petalen sehr eng angeschmiegt sind. Beide stellen zwei weitere blattartige Gebilde dar, die sowohl bei Zingiber als bei Alpinia fehlen und deren Entstehungszeit bis jetzt nicht nachgewiesen wurde. Hierauf entwickeln sich die über den Blüthenboden befindlichen Carpellenden und zwar so, dass ein hinteres breiteres Gebilde und zwei vordere schmälere in diesem Zustande gut von einander geschieden werden können (Fig. 20).

Das nach der Axe zu gelegene Blatt presst sich genau in den Raum, welchen die beiden Antherenhälften zwischen sich lassen, die beiden vorderen Glieder fügen sich in die flachen Gruben ein, welche in den beiden Labelllappen durch den Druck der sich dagegen anstemmenden Theken ausgehöhlt worden sind. Auf diese Weise wird der Raum, der dadurch hätte entstehen müssen, dass eine Weitung des ganzen Blüthenbodens in medianer Richtung vor sich ging, wieder ausgefüllt und alle Organe der Blüthe liegen durchaus eng und lückenlos in und neben einander.

Die nächste Veränderung, welche zu Gesichte kommt, ist eine Dehnung des Griffels. Er wächst, indem der Narbenkopf flach den beiden Antherenhälften angepresst ist, über dieselben in die Höhe. Diese Streckung vollzieht sich schneller als das Wachsthum der Anthere, so dass die Narbe jene bald überragt. Indem sich nun die Theken in der Richtung auf das Labellum zu sehr beträchtlich vergrössern, umgeben sie den eigentlichen Griffel, so dass derselbe

in der Rinne zwischen beiden Staubbeutelhälften tief eingesenkt seinen Platz erhält. Jetzt bilden sich auch bei Globba strobulifera jene Flügelsäume der Anthere und die basalen Sporen aus, die so viele Arten der Gattung kennzeichnen.

In der Zeit, wo sich die Anthere durch die Entwicklung und Dehnung des Filamentes zu heben beginnt, entstehen entschieden nach der Ausbildung der Narbe auf den Commissuren des Fruchtknotens, zu beiden Seiten des Staubgefässes zwei kleine zapfenähnliche Warzen, die mit dem fortschreitenden Wachsthume des letzteren sich schnell vergrössern und jene zwei Stifte darstellen, welche bald als Staminodien, bald als Stilodien, bald als appendiculäre Drüsen angesehen worden sind.

Vor der Anthese treten in der Blüthe von Globba noch intercalare Streckungen ein, welche ihr das eigenthümliche schlanke und feingegliederte Aussehen geben, durch das sie sich auszeichnet. Zunächst wird der ganze Apparat oberhalb der Kelchinsertion beträchtlich in die Höhe gehoben. Es entsteht also eine Röhre, welche den Griffel umgiebt, an der die verschiedenen Organe zwischen ihm und dem Kelche angeheftet sind. Dieses gemeinschaftliche Fussstück ist etwa 1,5 cm lang. Oberhalb der Petalen und der beiden hinteren neben dem Staubgefässe sitzenden Blätter findet eine zweite Streckung statt, wodurch das Staubgefäss und das Labellum von jenen Organen entfernt wird. Endlich wird auch noch das erstere über das letztere ziemlich beträchtlich emporgehoben und das Labellum bei der Anthese scharf nach rückwärts geknickt.

Was die Deutung dieser merkwürdigen Blüthe anbetrifft, so kann über den Kelch und den Petalenkreis ein Zweifel nicht obwalten. Der nächste Cyklus, der in die Erscheinung tritt, besteht aus dem grossen Staubgefäss und den beiden Lappen des Labellums. Diese drei Körper gehören offenbar zusammen; sie stellen einen Kreis dar, dessen Glieder den vorausgehenden Petalen unmittelbar opponirt sind. Eine Andeutung von einem dem Staubgefässkreise vorhergehenden alternirenden Cyklus ist nicht vorhanden. Nach den vielen Beobachtungen ähnlicher Art, die wir oben kennen gelernt haben, hat auch das Auftreten der drei Gebilde vor den Blumenblättern nichts überraschendes. Die letzteren sind so ausserordentlich klein in der Anlage, sie sind eben nur durch die Lappung des

Vegetationskegels angedeutet, dass in den Hohlräumen vor den Kelchblättern noch genügend Platz für die Anlage weiterer Phyllome vorhanden ist. Eine Erhärtung, dass wir in dem Labellum die Anlage von Staubgefässen erkennen müssen, wird neben der correspondirenden Lage mit dem fertilen durch die bei Triglochin und den Commelinaceen, Alstroemeriaceen, Iridaceen u. s. w. gleiche Anlagefolge der epipetalen Staubgefässe vor den episepalen gegeben. Ausserdem hat man zuweilen [1]) an Stelle des einen oder auch beider Lappen Staubgefässe gefunden.

Der nächste Kreis der Entstehung nach wird aus den zwei Blättchen gebildet, welche zur Seite des Staubgefässes nach dem unpaaren Blumenblatte hin auftreten. Diese beiden Organe muss ich ebenfalls für reducirte Staubgefässe, also für den episepalen Cyklus ansprechen. Der Gestalt nach stimmen sie mit den beiden Hälften des Labells überein: ich fand aber auch in den bei Globba strobilifera, wie bei den Zingiberaceen überhaupt, nicht allzu selten vorkommenden Missbildungen das eine Blättchen manchmal auch beide zu wirklichen Staubgefässen entwickelt. Das dritte Glied dieses Kreises ist spurlos verschwunden. Ich konnte trotz des eifrigsten Suchens davon auch nicht die geringste Andeutung zwischen den Labelllappen finden.

Was nun die Bildung des Narbenkopfes anbetrifft, so sahen wir ihn aus einem dorsalen und zwei ventralen Lappen entstehen. Die Thatsache ist sehr bemerkenswerth deswegen, weil diese Anordnung der Organe nicht mit der Stellung der Ovarfächer übereinkommt. Bei allen Zingiberaceen steht nämlich das eine Fach auf die Bractee zu, die beiden andern sind nach der Axe hin gewendet. Demgemäss sind die Narben nicht dorsale, sondern commissurale.

Die beiden stiftförmigen Körper sind ihrer Auffassung nach verschieden betrachtet worden. R. Brown hielt sie für Staminodien und dafür sehen sie auch heute die Engländer [2]) noch an. In der That haben sie zuweilen mit solchen eine überraschende Aehnlichkeit. Miquel betrachtete sie als Stilodien d. h. also verkümmerte Griffel. Offenbar können sie aber in den normalen Gynaecealkreis

---

1) Baillon in Adansonia XI. t. 12. Fig. 25.
2) Bentham und Hooker, Genera plantarum III. 636.

nicht hineingehören, weil man sonst annehmen müsste, dass der Griffel aus einem Karpell gebildet würde. Hiermit steht einmal die Entwicklungsgeschichte im Widerspruch und ausserdem könnte, wie ich für Canna[1]) nachgewiesen habe, ein einziges solches Blatt niemals einen geschlossenen Griffelcanal bilden, der bei den Zingiberaceen ausnahmslos vorhanden ist. Eine dritte Meinung erkennt in ihnen Emergenzen des Blüthenbodens drüsiger Natur. Ich habe die Anatomie dieser Gebilde studirt und sie aus drei Gewebesystemen zusammengesetzt gefundon. Zu äusserst liegt eine Epidermis, deren peripherische Wände ziemlich stark cuticularisirt sind, dann folgt eine 3—4-schichtige Zone von nahezu isodiametrischem Parenchym, endlich ein grosses Gefässbündel, welches aus kleinlumigen Zellen und Tracheen aufgebaut ist. Diese Zusammensetzung spricht nicht für die secernirende Function der Gebilde. Wenn ich mir auch weder über die physiologische noch über die morphologische Natur ganz klar geworden bin, so gehören die Körper doch nicht in die bei den verwandten Familien zu beobachtenden Blüthenkreise, es dürfte also die letztere Ansicht, dass sie Emergenzen darstellen, wohl die meiste Berücksichtigung verdienen. Ich sah übrigens gelegentlich ihre Zahl vergrössert; so fand ich in den oben erwähnten Blüthen, welche neben dem normalen Staubgefässe noch zwei andere besassen, ausser den gewöhnlichen zwei Stiften vor dem Labellum noch drei verwachsene ähnliche Körper entwickelt.

Wenn ich nun meine, dass die Umbildung resp. die theilweise Unterdrückung der Blüthencyklen auf dem Drucke beruht, welchen das einzig entwickelte Staubgefäss ausübt, so gründet sich diese Meinung zunächst auf den Augenschein, welchen die Entwicklungsgeschichte gewährt. In der Zeit wo das Staubgefäss noch nicht vorhanden ist, verläuft der Bildungsgang, wie bei jeder actinomorphen Monocotyle. Weder in der Kelch- noch der Petalenanlage ist die geringste Störung. Aber auch die Entstehung des äusseren epipetalen Staubgefässkreises zeigt im ersten Anfange nichts besonderes. Erst nachdem das dorsale Staubgefäss sich übermässig zu vergrössern beginnt, sich in den durch den Sepalenwall fest umcirkelten Raum gegen die Labelllappen hinbewegt und mit beiden Antherenhälften

1) Schumann in Berichten der deutsch. bot. Gesellsch. 1888, p. 55.

auf dieselben drückt, verflachen sich diese Körper und entwickeln sich zu blattähnlichen Gebilden. Nicht minder werden auf der Rückseite die Anlagen des zweiten Staubgefässkreises gegen das hintere Blumenblatt gepresst und finden gleichfalls keinen Raum sich auszudehnen. In den meisten Geschlechtern der Zingiberaceen haben die letztgenannten Gebilde überhaupt keinen Platz, sie werden gar nicht angelegt; das entsprechende vordere Glied dieses Kreises kommt niemals zur Entwicklung, wahrscheinlich deswegen, weil in der Zeit, wo es entstehen sollte, die Lücke zwischen beiden Labellhälften bereits von den Elementen des Narbenkopfes eingenommen wird.

Ganz anders ist das Bild, wenn sich durch unbekannte Ursachen das fertile Staubgefäss weniger mächtig ausdehnt. Nur dann wenn dies der Fall war, aber dann auch immer, sah ich das eine oder das andere Flügelblatt zu fertilen Staubgefässen entwickelt, welche den Raum nun ebenso vollkommen und lückenlos ausfüllten, wie ich es beobachtete, wenn die Blüthe normal ausgebildet war. Der verfügbare Raum wurde also dergestalt ausgenützt, dass sonst staminodial- oder blumenblattähnliche Gebilde wieder in Staubgefässe sich umwandelten. Unter solchen Umständen fand ich auch einmal jene stiftförmigen Körper, die gewöhnlich nur auf den Carpidcommissuren sitzen, in der Lücke zwischen den Labellhälften. Ob dieselben für das unter günstigeren Bedingungen in die Erscheinung tretende dritte Glied des episepalen Staminalkreises anzunehmen sind, oder ob sie Emergenzen sind, ähnlich den zwei anderen Stiften, kann man kaum entscheiden. Aber sicher muss das Auftreten dieser Körper als ein Fingerzeig dafür angesehen werden, dass hier ein freier Raum zur Verfügung stand, oder ich möchte lieber sagen, dass hier ein Ort wegen der geringen Entwicklung der Anthere minder stark gedrückt wurde, als dies gewöhnlich der Fall ist.

Ich habe schon darauf hingewiesen, dass die commissurale Natur der Narbenlappen von einer nicht unerheblichen Bedeutung ist. Die Thatsache steht in der Verwandtschaft nicht vereinzelt, auch Canna hat commissurable Narbenstrahlen, nur erfordert es einige Mühe und Sorgfalt, wenn man sie sehen will. Sie sind hier nur in der aller frühesten Anlage zu erkennen, später verschwindet der Unterschied, denn die Abschnitte treten in die gestutzte Oeffnung der Narbe ein.

Die Gattungen Musa, Strelitzia, Urania und Heliconia, welche ich für die nächsten Verwandten der Zingiberaceen halte und die vielleicht auch nicht fern stehenden Orchidaceen haben dagegen dorsale Narben. Ein Blick nun auf Fig. 20 lehrt, dass unter dem Contacte der benachbarten Organe bei der Gattung Globba und und was für sie gilt, bezieht sich auch auf Curcuma, wie ich gesehen, Alpinia nach Payer und Zingiber nach Baillon, die Narbenlappen absolut nicht anders gestellt sein können. Denn nur dadurch, dass das hintere Blatt sich zwischen die beiden Theken legt, und die beiden vorderen sich in die vorhandene sehr deutliche Concavität der Labellblättchen einschmiegen, wird der Raum in der Weise ausgefüllt, das keine Lücken entstehen. Jedenfalls sind diese Orte die einzig möglichen Plätze unter den Verhältnissen, welche sich durch die Lagerung der Organe dem Beobachter zu erkennen geben.

Wie ich aus sehr jungen Knospen von Heliconia Bihai L. und Musa rosacea gesehen habe, ist aber auch die dorsale Stellung der Narbenstrahlen bei diesen Gattungen durch den Contact bedingt. Nehme ich auf die Disposition der Blüthencyklen nur insofern Rücksicht, wie sie sich beim Aufblühen unmittelbar präsentiren, so liegt bei Heliconia das erste Kelchblatt oben, d. h. nach der Axe zugewendet, die beiden anderen vorn, dementsprechend zeigt sich der mit diesen alternirende zweite Hüllkreis so, dass zwei Glieder hinten, eins vorn sich befinden. Mit diesen wechseln die drei äusseren Staubgefässe, von denen das hintere zu einem kleinen blumenblattähnlichen Organe umgewandelt ist, während die zwei vorderen kleineren deutlich die inneren, wieder mit ihnen alternirenden etwas grösseren decken. Die drei gleichen Narbenlappen stehen mit diesen in Contact, müssen also zwischen sie fallen und diese Lage ist mit den unterhalb der Kelchblätter befindlichen Fruchtknotenfächern gleichsinnig. Dasselbe Verhältniss habe ich entwicklungsgeschichtlich an Musa rosacea nachweisen können. Nur ist die Stellung der Glieder der Blüthenhüllkreise und des Fruchtknotens umgekehrt. Das unpaare Glied des äusseren Blüthenhüllkreises liegt nicht hinten, sondern vorn an der Bractee, und die Fruchtknotenfächer stehen $\frac{2}{1}$. Das unpaare Blatt des inneren Kreises ist sehr breit und liegt in der ersten Entwicklung der Fruchtknotenhöhle so nahe, dass das Staubgefäss des zweiten

Kreises, welches hierher kommen sollte, wegfällt. Bei Musa ensete ist es dagegen meist entwickelt und fertil. Die nach den Kelchstaubgefässen auftretenden epipetalen Stamina sind wieder die Contactkörper für die Narbenlappen nnd dadurch fallen die letzteren vor die Kelchblätter also wiederum über die Ovarfächer.

Ich halte es nicht für ganz überflüssig kurz eine Parallele zu ziehen zwischen der Blüthe der Zingiberaceen und der ziemlich ähnlich gebauten der Orchidaceen und namentlich dabei die Frage zu untersuchen, warum die Narbenblätter der letzteren nicht über den Placenten, sondern über den Carpiden stehen.

Die Anordnung der Blüthencyklen ist in beiden Familien, wenn ich für die Orchidaceen die entwicklungsgeschichtliche Studie Payer's über Calanthe veratrifolia Lindl. zu Grunde lege, von deren Richtigkeit ich mich überzeugt habe, die nämliche. Wir haben auch bei den Orchidaceen eine pentacyklische Blüthe vor uns, in deren innerem Staubgefässkreise ein Glied fehlgeschlagen ist. Bei Calanthe werden zunächst die äusseren Blüthenhüllblätter angelegt, darauf erscheint der innere Kreis derselben. Nun treten aber nicht zunächst die epipetalen Staubgefässe, sondern die episepalen auf, von denen sich das unpaare in der Symmetrieebene gelegene übermässig entwickelt. Dieses muss also vorn liegen und wirkt nun pressend auf die gegenüberliegenden Organe, die in ihrer Ausbildung verkümmern. Wie erwähnt erscheinen von dem inneren Staubgefässkreise nur zwei Glieder, das dritte kommt jedenfalls gerade so wenig zur Entwickelung, wie es bei Musa zuweilen fehlt, weil hier wie dort das unpaare Blatt des inneren Blüthenhüllkreises zur Zeit der Anlage des ev. dritten Staubgefässes unmittelbar am Rande der Fruchtknotenhöhle liegt.

Wenn sich nun am Saume der letzteren die Narbenblätter entwickeln sollen, sind die Körper, welche deren Lage beeinflussen, ganz ähnliche wie bei den Zingiberaceen. Das eine Blatt stellt sich in die Lücke, welche die beiden Staubbeutelhälften zwischen sich lassen; für die beiden anderen sind deutliche Räume vor den zwei inneren epipetalen Staubgefässen auf beiden Seiten des Labellums (das hier natürlich nicht die morphologische Natur hat, wie bei den Zingiberaceen) zur Aufnahme bereit. Da nun die Lage des fertilen Staubgefässes bei der Orchidaceenblüthe invers zu der bei der Zingiberaceenblüthe

ist, so müssen auch die Narbenlappen die umgekehrte Lage, wie bei Globba u. s. w. haben; d. h. sie fallen über die Fruchtknotenfächer.

Also auch hier können wir die Disposition der letzten Cyklenglieder als eine mechanische Folge des Contactes mit den vorausgehenden Organen nachweisen. Die Stellung der Carpidenfächer ist völlig irrelevant. Wäre sie, wahrscheinlich auch durch die Umgebung bedingt, umgekehrt, so hätten wir, da sie ja in der ganzen Betrachtung ausser Spiel bleibt sicher auch Commissuralnarben gefunden.

Die Zingiberaceen sind aber nicht die einzige Familie der Monocotylen, bei denen die Narben eine andere Richtung zeigen, als sie nach der Stellung der Fruchtknotenfächer zu erwarten ist. Ich will noch auf die Hydrocharitaceen aufmerksam machen, die ich bezüglich Vallisneria spiralis und Elodea Canadensis untersuchen konnte. Der Fruchtknoten dieser Familie ist nicht vollkommen septirt, er stellt vielmehr eine einheitliche Höhle dar, die allerdings durch einfache oder auch doppelte zum Theil sehr tief in das Lumen einspringende Placentarleisten mehr oder weniger gegliedert sein kann. Bei Vallisneria sind in der weiblichen Blüthe nur sehr schwach vorspringende Placentar-Wülste vorhanden, welche unter den Kelchblättern liegen. Die Stellung der Carpiden ist also, da gemeinlich die Placenten als Commissuralleisten betrachtet werden hypopetal. Die Disposition der über dem Fruchtknoten stehenden Blätter ist folgende: Der grosse aus blattartigen Gebilden zusammengesetzte Kelch liegt über den Placentarleisten. Mit ihm wechseln die kleinen Schüppchen, welche den innern Perigonkreis darstellen. Andeutungen von Staminodien fehlen vollkommen, desswegen müssen die grossen gespaltenen wie aus einem Doppelblatt gebildeten Narben über die äusseren Perigonblätter fallen und dieses Arrangement wird in der That gefunden.

Sehr eigenthümliche Verhältnisse bietet die Gattung Elodea. Horn hat zwar versucht die Entwickelungsgeschichte der weiblichen Blüthe zu verfolgen, da er aber die Stellung der Fruchtknotenfächer übergeht und da er auch die ersten Anlagen der Blüthencyklen nicht gesehen zu haben scheint; so ist diese Studie für meine Zwecke nicht zu verwerthen. Ich habe die jüngsten Zustände der Blüthe nicht gesehen; konnte aber über die Stellung der Cyklen an 2—3 mm grossen Knospen vollkommene Einsicht erlangen. Ich habe gefunden,

dass die drei Eichen einzeln in den Winkeln des dreiseitigen Fruchtknotens angeheftet sind. Die Kanten des Ovars sind hyposepal, folglich liegen die Fruchtknotenräume, welche von den Placenten begrenzt werden, hypopetal. Oberhalb des Fruchtknotens, der durch einen langen Pedicellus-ähnlichen Körper von dem Perigon getrennt wird, folgen auf die äusseren Perigonblätter abwechselnd die drei inneren. Dann bemerkt man drei stiftartige Staminodien, mit den vorhergehenden Organen wiederum im Wechsel gestellt, endlich drei mit ihnen alternirende relativ grosse Narbenstrahlen, welche über den Petalen liegen. Aus dieser Disposition geht hervor, dass sie mit den Placenten alterniren, d. h., dass sie dorsal sind. Die Beobachtung stimmt mit den Erfahrungen, welche Caspary[1]) an derselben Pflanze gemacht hat, überein.

Nun hat aber Eichler Fälle beobachtet, wo bei Elodea Canadensis A. Rich. an Stelle von drei Staminodien deren sechs auftraten und solche, wo sie vollkommen verschwunden waren. Dann schlossen sich die Narbenstrahlen unmittelbar an den vorhergehenden Cyklus in Alternanz an, d. h. sie nahmen diejenige Stellung ein, welche ihnen gemäss des Contactes mit den vorausgehenden Cyklengliedern zukommen musste. Sind also die Narbenstrahlen in den häufigsten Vorkommen dorsal, so haben sie unter Umständen auch eine commissurale Lage.

Um bei den Monocotylen zu bleiben, will ich noch das Diagramm von Triglochin Montevidensis Ch. et Schlecht, oder wie die Pflanze gegenwärtig genannt wird, T. striatus R. et Pav. var. robustior Micheli einen Augenblick betrachten, welches Eichler in seinen Blüthendiagrammen mitgetheilt hat. Es rührt von Seubert her, welcher dasselbe auf Grund seiner Beobachtungen in der Flora Brasiliensis zuerst dargestellt hat. Nach dem genannten Autor baut sich die Blüthe folgendermassen auf. Dem äusseren Perigonkreis folgt in directer Opposition der episepale Staminalcyklus, dann wiederum in gerader Gegenüberstellung der Kreis der fruchtbaren Carpiden. Der zweite Perigonkreis ist demnach mit den vor den Gliedern desselben stehenden Staubgefässen ausgefallen. Dieser Abort hat aber nach der Zeich-

1) Caspary in Verhandlungen der Königsberger Naturforscher-Versammlung 1860. p. 297, in nota.

nung auf die Disposition der Carpidenstellung keinen Einfluss ausgeübt. Für die Ergänzungstheorie an durch Ausfall eines oder mehrerer Cyklen verarmten Blüthen ist natürlich das Beispiel ausgezeichnet zu verwenden und aus diesem Grunde hat denn auch das Diagramm einer Brasilianischen Pflanze eine gewisse Bevorzugung genossen.

Als ich die Diagramme weniger nach dem Typus der Blüthe, als nach den Contactverhältnissen der Cyklenglieder zu betrachten anfing, kam mir die Richtigkeit der Seubert'schen Darstellung fraglich vor. Es war mir nicht recht glaublich, dass drei Cyklen einer Blüthe in unmittelbarer Gegenüberstellung ihre Glieder anordnen sollten. Ich habe daher eine grosse Reihe von Blüthen dieser in Süd-Amerika und auf der südlichen Hemisphäre überhaupt verbreiteten Pflanze untersucht, unter anderen auch die von Seubert geprüften Exemplare, die Sello in Brasilien gesammelt hat. An allen konnte ich auf das Bestimmteste constatiren, dass der innere Perigonkreis mit dem vor ihm stehenden Staubgefässcyklus, wenn auch oft nur in der Form kleiner Schüppchen, so doch immer deutlicher, als die Staubgefässrudimente von Melandryum album vorhanden war. Durch die stete Anwesenheit dieser Kreise wird aber die Lage der Carpiden an Triglochin striatus R. et Pav. ursächlich durch den realen Contact erklärt.

Ich möchte an diese Erfahrungen noch die Besprechung eines lange räthselhaft gebliebenen Verhältnisses anknüpfen, welches eine weitere Illustration für die Einwirkung der Contacte auf die Anlage der Cyklenglieder in der Blüthe gewährt.

Die Stellung der Carpiden beziehungsweise der Ovarfächer bei gewissen einander verwandtschaftlich sehr nahe stehenden Geschlechtern der Campanulaceen hat schon seit de Candolle[1]), welcher zuerst in der Monographie dieser Familie auf die Verschiedenheit hingewiesen hat, ein gewisses Befremden erregt. Obgleich im Blüthenbau keine wesentlichen Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten tetracyklischer Dicotylen vorliegen, haben die homomeren Arten der Gattung Campanula, ferner Wahlenbergia, Canarina, Michauxia und Lightfootia die Ovarfächer in der Flucht der Kelchblätter liegen; dagegen finden

1) de Candolle, Monographie des Campanulacées.

sich bei Musschia, Platycodon und Microcodon (nicht Microdon wie gewöhnlich in den Angaben geschrieben wird) die Fächer unterhalb der Blumenblätter. Die Erscheinung wird um so räthselhafter dadurch, dass sich bei gewissen Blüthenfüllungen, die auf die Weise zu Wege kommen, dass sich neben der gewöhnlichen Corolle noch eine zweite zeigt, die Stellung der Ovarfächer nicht verändert. Man hat bei Campanula medium L, die durch 5gliedriges Gynaeceum ausgezeichnet ist, einen Duplex der Blumenkrone gefunden und doch stehen die Fruchtknoten, wie gewöhnlich[1]) episepal; eine gleiche Abwandlung der Blüthe bei Platycodon zeigte Eichler nur epipetale Ovarräume. Im Triplex der ersteren, wo also drei Corollen dütenförmig in einander steckten, war eben so wenig die Disposition des Fruchtknotens geändert.

Ich habe die Entwicklungsgeschichte der Blüthe von Campanula medium studirt und gefunden, dass die Blüthen laterale Sprosse abschliessen. Je nach der Zahl der Blätter, die den in regelmässiger spiraliger Folge angelegten Sepalen vorausgehen, liegt das erste Kelchblatt bald vorn schräg, bald median hinten u. s. f. Die Stellung ist also nicht constant. Die Blumenblätter entstehen in den Lücken zwischen den Kelchblättern, mit ihnen befinden sich die Staubgefässe in Alternanz. Abweichend von dem gewöhnlichen Verhalten erscheinen die fünf Carpidenanlagen unter den Staubgefässen. Dieses Auftreten ist deswegen möglich, weil die Fruchtblätter mit den Staubgefässen nicht im Contacte stehen, sondern an einer viel tieferen Stelle der Aushöhlung des Blüthenbodens hervorbrechen.

Bei dem Duplex tritt in sofern eine Veränderung ein, als nach der Anlage der äusseren fünf Blumenblätter noch ein zweiter Petalenkreis in die Erscheinung tritt. Dieser wirkt bestimmend auf die Entstehungsorte der Staubgefässe, welche nunmehr nicht wie bei der einfachen Blüthe episepal, sondern epipetal zu stehen kommen. In dem Orte der Narbenanlage tritt eine Aenderung gegen den früheren Modus nicht ein; sie liegen ebenfalls wie in der ersteren gleichsinnig mit den Staubgefässen. Aus dieser Ursache müssen also die Narben-

1) Baillon in Bulletin mensuel de la société Linnéenne de Paris 1881, p. 296 und Heinricher in Sitzungsber. der Wiener Academie LXXXVII, p. 27 haben nachgewiesen, dass bei gefüllten Platycodon-Blüthen die Carpidenstellung auch wechselt.

strahlen nunmehr über die Petalen fallen und können nicht mehr über den Sepalen stehen.

Nach den Erfahrungen, die wir bei Curcuma, Globba, Zingiber, Alpinia und Canna, den Hydrocharitaceen und Campanula medium gemacht haben, steht fest, dass die Anlage der Narbenlappen von der Fächerung des unterständigen Fruchtknotens unabhängig sein kann, insofern als die blattähnlichen Gebilde oberhalb des Blüthenbodens nicht immer über den Fächern, sondern auch über den Scheidewänden stehen können. Diese Art von Narben, commissurale genannt, sind längst in der Morphologie bekannt. Sie finden sich promiscue in derselben Familie z. B. bei den Papaveraceen, wo sie den meisten Eupapavereen zukommen, während die dorsalen den Romneyeen eigenthümlich sind. Ebenso sind die Stockhousiaceen mit commissuralen Narben versehen, während alle benachbarten übrigen Familien, in welche Verwandtschaft man sie auch bringen mag, durch dorsale ausgezeichnet sind. Einen tief eingreifenden morphologischen Charakter darf man also diesem Wechsel nicht zuschreiben und so würde auch die Verschiedenheit dieser Bildungen bei den Campanulaceen dem Systematiker keine grossen Bedenken erwecken können.

Schluss.

Auf Grund der von mir geschilderten Beobachtungen komme ich zu dem Schlusse, dass der Contact allein massgebend ist für die Stellung der Carpiden in den isomeren Blüthen und in einigen anderen, bei welchen eine real nachweisbare Reduction einzelner Cyklenglieder eingetreten ist. Dieses Resultat steht in einem gewissen Gegensatze zu allen bisherigen formalen Interpretationen ihrer Diagramme. Die ganze Untersuchung ging von dem Bestreben aus, den causalen Zusammenhang der Stellungen zu ermitteln. Da die ursächliche Begründung nur eine einfache, nicht eine vieldeutige sein kann, so gewinnt man einen festen Boden, auf dem stehend, durch die gleiche Beobachtung die Richtigkeit erkannt werden kann oder die Unrichtigkeit durch die wiederholte Untersuchung nach-

gewiesen werden muss. Alle Interpretationen dieser Blüthen stützen sich auf eine Reihe von Axiomen, deren Wahrheit durch die Beobachtung nicht bewiesen werden kann, weil die angenommenen Processe unserer Wahrnehmung nicht zugänglich sind. Von diesem Gesichtspunkte aus haben sie alle einen gleichen Anspruch auf Geltung. Die Celakovsky'sche Erklärung kann als eine mechanische erscheinen; sie ist es aber nicht, denn die von ihm behauptete nachträgliche Verschiebung der epipetalen Staubgefässe findet real nicht statt. Soll an ihr festgehalten werden, so muss sie als congenital vorausgesetzt werden und durch diese Annahme reiht sie sich den übrigen formalen Deutungen an. Nicht minder ist die Annahme Celakovsky's, dass die episepale Stellung der Carpiden in gewissen Blüthen durch erbliche Fixirung bedingt werde, hypothetisch und eine streng objective Beweisführung zu ihren Gunsten ist unmöglich. Auch die Theorie, dass alle Mono- und Polypetalen von einem pentacyklischen Typus abzuleiten seien, ist subjectiv und kann nicht zwingend bewiesen werden.

Aus den Beobachtungen, welche ich über die Zingiberaceen, Hydrocharitaceen und Campanulaceen mitgetheilt habe, geht ferner hervor, dass die durch den Contact bedingte Anlage der Narbenstrahlen nicht gleichsinnig mit der Stellung der Fächer im unterständigen Fruchtknoten zu sein braucht. Erfahrungsgemäss wird die Fächerung des unterständigen Ovars früher eingeleitet als die Anlage der Narben. Sie ist nach meinen Beobachtungen höchst wahrscheinlich in den meisten Fällen abhängig von dem Contacte der Nachbarblüthen oder von benachbarten Blattorganen, worüber ich in einem anderen Aufsatze einige Daten mitzutheilen gedenke. Jedenfalls steht sie in keinem Abhängigkeitsverhältnisse von den Gliedern, welche die Narbenstrahlen zur Zeit ihrer Anlage berühren. Der Contact bewirkt also unter Umständen die Entstehung dorsaler, unter anderen commissuraler Narben.

In gewissen Fällen scheint der Abort einzelner Organe in der Blüthe ursächlich bedingt zu sein durch die übermässige Vergrösserung eines Gliedes oder eines ganzen Cyklus. Die erste Annahme wurde mir durch das Studium der Zingiberaceen und Orchidaceen nahe gelegt. Für das zweite Verhältniss bin ich geneigt, als Beispiele Melandryum album, Serpicula, Myriophyllum anzusehen. Die

Ursache der Vergrösserung ist unbekannt, wenn aber die Volumenzunahme stattfindet, so ist die Wirkung, nämlich der Abort, regelmässig wahrnehmbar. Unterbleibt die übermässige Ausdehnung eines Gliedes, wie bei den Zingiberaceen nicht selten beobachtet wird, so entwickeln sich gewisse gewöhnlich abortirende Glieder, was bis zu dem Masse geschehen kann, dass die Elemente des ganzen Cyklus der Ausbildung nach im Gleichgewichte sind.

Verschiebungen innerhalb der Blüthen finden nur durch Einschaltung intercalarer Stücke in der Längsrichtung statt. Versetzungen der Cyklenglieder in horizontaler Lage, so dass ein einmal angelegter innerer Cyklus eine mehr äussere Stellung einnimmt, können real nicht nachgewiesen werden.

Das Gesetz der Alternanz, welches bereits von Hofmeister, Frank und Anderen aufgegeben, das aber von den Morphologen noch bis in die neueste Zeit festgehalten wurde, hat keine allgemeine Gültigkeit, es ist also im Hanstein'schen Sinne nur eine morphologische Regel. Sie wird durchbrochen, wenn die vorausgehenden Glieder in der Anlage sehr klein sind, oder sobald sie grösser auftreten, von kappenförmiger Gestalt sind, so dass die Glieder des folgenden Cyklus auf sternförmig in sie hineinwachsenden Lappen des Blüthenbodens entstehen.

Auch das Gesetz der acropetalen Folge ist kein solches in mathematischem und physikalischem Sinne. Bei der Interposition von Cyklengliedern wird es durchbrochen. Wenn durch diese Erfahrungen, die zum Theil schon längst bekannt sind, und die ich oft nur durch neue Beispiele zu begründen in der Lage war, einige Bereicherung in die Kenntniss der Blüthenmorphologie gebracht wird, so ist nicht zu leugnen, dass sie manche allgemeine Gesichtspunkte raubt. Legt man nur die wirkliche Beobachtung für die Aufstellung der Blüthentypen zu Grunde, so muss man zu der Ueberzeugung kommen, dass man in der theoretischen Zusammenfassung zu weit gegangen ist. Die Mannigfaltigkeit im Bau derselben ist weit grösser, als die bisherigen comparativen Morphologen annahmen, und je mehr man die Blüthen auf ihre Entwicklung hin in der Zukunft studiren wird, desto mehr wird sich die Nothwendigkeit herausstellen, das System zu zerschlagen und in seine heterogenen Elemente aufzu-

lösen. Diese Mannigfaltigkeit geht, was die Stellung der Cyklenglieder betrifft, bis zu der Species herab, wie der Fall von Rhodiola rosea beweist. Werden diese theoretisch anomalen Fälle als die Folgen des Contactes wirklich erklärt, so werden Deutungen, die auf Einschaltungen, Verschiebungen, congenitaler oder praegenitaler Art basiren, ebenso wenig auf Anerkennung hoffen können, wie phylogenetische Speculationen.

Figuren - Erklärung.

Tafel XVII.

Fig. 1. Linaria vulgaris L., Blüthenprimordium nach der Anlage der Kelchblätter, die Schiefe der Insertionsebene zeigend.

Fig. 2. Dieselbe, Längsschnitt durch den Fruchtknoten einer pelorischen Blüthe.

Fig. 3. Dieselbe, Längsschnitt durch den Fruchtknoten einer normalen Blüthe.

Fig. 4. Ruta graveolens L., tetramere Seitenblüthe, Anlage des ersten vorderen Kelchblattes.

Fig. 5. Dieselbe, Anlage der zwei ersten Kelchblätter.

Fig. 6. Dieselbe, Auftreten des episepalen Staubgefässkreises.

Fig. 7. Dieselbe, Contactbild bei der Anlage der Fruchtblätter.

Fig. 8. Ayenia Cordobensis Hieronymus, Contactbild bei der Anlage der Fruchtblätter.

Fig. 9. Hermannia denudata L., Vegetationskegel, an dem sich oben ein neues Blatt ausbildet, in der Achsel des vorhergehenden die Anlage eines Blüthenpärchens mit der unteren Beiknospe.

Fig. 10. Dieselbe, Längsschnitt durch die Blüthe, erste Andeutung von dem Erscheinen der Blumenblätter.

Fig. 11. Dieselbe, Längsschnitt durch die Blüthe, Anlage der Staubgefässe.

Fig. 12. Dieselbe, Längsschnitt durch die Blüthe, weitere Entwickelung der Staubgefässe.

Fig. 13. Dieselbe, Contactbild bei der Anlage der Fruchtblätter.

Fig. 14. Triglochin palustris L., Blüthe, zwei Glieder des äusseren, eins des inneren Perigonkreises sind entfernt.

Fig. 15. Meionectes Brownii Lindl., Anlage des ersten Paares der Staubgefässe.

Fig. 16. Melandryum album Al. Br., Contactbild bei der Anlage der Fruchtblätter.

Fig. 17. Malachium aquaticum L., zufällige tetramere Abänderung einer Blüthe, Contactbild bei der Anlage der Fruchtblätter.

Fig. 18. Serpicula repens L., weibliche Blüthe.

Fig. 19. Globba strobulifera Bl., Anlage des ersten Staminalwirtels.

Fig. 20. Dieselbe, Contactbild bei der Ausgliederung der Narbenstrahlen.

Es bedeuten v. K. vorderes, h. K. hinteres Kelchblatt, K. Kelchblatt, B. Blumenblatt, Kst. Kelchstaubgefäss, Bst. Kronstaubgefäss, a. P. äusseres, i. P. inneres Perigonblatt, v. Vegetationskegel, f. oberstes Laubblatt, f'. folgendes Laubblatt, fl'., fl''. erste und zweite Blüthe, stip. Nebenblatt, g. a. Beiknospe.

Ueber Aggregation.

Von

Th. Bokorny.

Hierzu Tafel XVIII.

Beim Studium der Reizbewegungen, welche die Tentakeln von Drosera in Folge des Contactes mit fremden Körpern, insbesondere Insecten und thierischen Theilen ausführen, wurde Ch. Darwin[1]) auf merkwürdige (auch durch gewisse chemische Reagentien erreichbare) Vorgänge in den Zellen der gereizten Organe aufmerksam, welche er mit dem Worte „Aggregation" bezeichnete[2]). Diese Vorgänge finden, wie Darwin scharf hervorhob, nur statt, wenn die Zellen lebendig sind, und können nicht mehr hervorgerufen werden, wenn diese durch natürliche oder künstliche Todesursachen abgestorben sind; sie gehören also zu den Lebenserscheinungen und verdienen in hohem Maasse die Aufmerksamkeit des Physiologen. Wie wir in Folgendem sehen werden, ist die Aggegration nicht auf Drosera beschränkt, sondern ziemlich weit im Pflanzenreich verbreitet, so dass auch aus diesem Grunde eine Mittheilung darüber von Interesse sein dürfte.

Indem ich in Nachstehendem den Versuch mache, an die Aggregationserscheinungen bei Drosera ähnliche Vorgänge bei andern Pflanzen anzugliedern, möchte ich zugleich auf Ursache und Wesen der Aggregation eingehen, soweit es die bisherigen Beobachtungen gestatten.

---

1) Insectivorous plants, London 1875.

2) Vergl. auch Zimmermann in Schenk's Handbuch III, 2, p. 691.

Untersuchungsresultate, nach den einzelnen Objecten aufgeführt.

Drosera rotundifolia L. Die Blätter von Drosera rotundifolia L. sind bekanntlich auf ihrer Oberseite mit Anhängen, Tentakeln nach Darwin, versehen, welche auf den ersten Blick den Eindruck kräftiger Drüsenhaare machen, im Grunde genommen aber nichts mit Haarbildungen im botanischen Sinne zu thun haben, da an ihrer Zusammensetzung sich sämmtliche Gewebe des Drosera-Blattes betheiligen, Epidermis, grünes Parenchym und Gefässbündel; an den unteren Theilen genannter Organe bemerkt man wie auf der Blattfläche selbst Spaltöffnungen, ihre Oberfläche ist wie die des Blattes mit kleinen wenigzelligen Trichomen besetzt, wirklichen Haargebilden von unbekannter Function. Wenn man von den noch zu besprechenden Unterschieden zwischen Randtentakeln und scheibenständigen Tentakeln absieht, kommt jenen Blattanhängen ungefähr folgender Bau zu: Das oben zu einem Köpfchen erweiterte haarähnliche Organ besitzt eine Epidermis, deren Zellen, soweit sie dem Stiel der Tentakel angehören, stark in der Längsrichtung des ganzen Organs gestreckt sind, während die des Köpfchens[1]) von oben betrachtet isodiametrisch erscheinen; indess sind sie gegen das Centrum des Köpfchens zu etwas gestreckt und zugleich nach dieser Richtung sich verengend. Die Aussenmembran der ersteren ist in der gewöhnlichen Weise der Epidermiszellen ziemlich derb, die der letzteren zart, ein für die Function derselben offenbar sehr wichtiger Unterschied, da nach übereinstimmenden Angaben aller Beobachter Aufnahme und Ausscheidung von Stoffen nur durch die zarten Wände des „Epithels" am Drüsenkopf vor sich geht, während die Epidermis des Stieles einen nahezu undurchdringlichen Verschluss nach allen Seiten zu bilden scheint. Ferner zeichnen sich die „Epithelzellen" gewöhnlich durch ihren lebhaft roth gefärbten Zellsaft aus; die Rothfärbung reicht häufig auch eine beträchtliche Strecke am Stiel abwärts, besonders bei stark besonnten Drosera-Exemplaren. Unter der Epidermis befinden sich an Stiel und Kopf der Tentakel chlorophyllführende Zellen in einer oder

1) Um Missverständnissen vorzubeugen sei bemerkt, dass ich in der Folge für das angeschwollene secernirende Ende des Tentakels abwechselnd die Bezeichnungen „Drüsenkopf, Enddrüse, Kopf des Tentakels" gebrauchen werde.



mehreren Lagen, je nach der Stärke der Tentakel und der Stelle, an der man sie betrachtet (unten sind die Tentakel dicker als oben). Zu innerst wird das Organ durchzogen von einem schwachen Gefässbündel, welches aus den Randnerven des Blattes entspringt und in dem Drüsenkopf keulenförmig verdickt ist, eine Einrichtung, welche bei ausgiebig wassersecernirenden Organen häufig wiederkehrt[1]). Der Inhalt der lebenden Zellen von Drosera-Tentakeln besteht aus wandständigem Protoplasma mit Kern und häufig Chlorophyllkörnern, sowie einer von diesem umschlossenen gefärbten oder ungefärbten Vacuole, d. h. einer wässerigen Lösung später noch zu erwähnender Stoffe. In dem protoplasmatischen Wandbeleg sind nach Vries[2]) Circulationsströmungen zu bemerken, welche nach erfolgter Reizung der Tentakeln sich beträchtlich steigern und Vorgänge einleiten, die mit zu der von Darwin beschriebenen „Aggregation" gehören.

Hinsichtlich des oben angedeuteten Unterschiedes zwischen rand- und scheibenständigen Tentakeln verdient neben der bedeutenderen Länge und Flachheit der ersteren hervorgehoben zu werden, dass die Randtentakel nur auf der Oberseite des Tentakelendes jene eigenthümliche Oberhaut besitzen, welche von mehreren Beobachtern als „Epithel" unterschieden worden ist. Sie nehmen anch dargebotene lösliche Stoffe in der That nur an dieser Stelle auf und secerniren nur da. Zwischen scheibenständigen und randständigen Tentakeln finden sich alle Uebergänge[3]).

Reizt man einen Tentakel auf irgend eine Weise — die Zahl der Reizmittel ist nach Darwin eine sehr grosse, ihre Art mannigfaltig — so treten mit Einbiegung desselben im Innern der Zellen auffallende Veränderungen ein. „Wenn ein Tentakel," sagt Darwin[4]), „einige Stunden, nachdem die Drüse durch wiederholtes Berühren oder durch unorganische oder organische Theilchen, welche darauf lagen, oder durch die Aufsaugung von gewissen Flüssigkeiten gereizt worden war, untersucht wird, so bietet er ein gänzlich verändertes

1) Reess und Will, Bot. Ztg. 1875, p. 715.

2) Bot. Ztg. 1886, No. 1—4.

3) Vergl. auch Nitschke, Bot. Ztg. 1861 und de Bary, Vergl. Anatomie, p. 389.

4) Insectenfressende Pflanzen, Uebersetzung von Carus, p. 34.

Ansehen dar. Die Zellen, anstatt mit homogener Flüssigkeit erfüllt zu sein, enthalten nun verschiedentlich geformte Massen von purpurner Substanz in einer farblosen oder beinahe farblosen Flüssigkeit suspendirt. Die Veränderung ist so augenfällig, dass sie durch eine schwache Lupe sichtbar ist und manchmal sogar mit blossem Auge; die Tentakeln haben nun ein geflecktes Ansehen, so dass ein in dieser Weise afficirter mit Leichtigkeit von andern unterschieden werden kann. Dasselbe Resultat erfolgt, wenn die Drüsen auf der Scheibe auf irgend eine Weise gereizt werden, so dass die äusseren Tentakeln gebogen werden; denn ihren Inhalt wird man dann in einem zusammengeballten Zustande finden, obgleich ihre Drüsen noch keinen Gegenstand berührt haben." „Durch welche Ursachen auch der Process nur immer angeregt worden sein mag, er fängt innerhalb der Drüsen an und geht dann die Tentakeln hinunter. Er kann viel deutlicher in den oberen Zellen der Stiele als in den Drüsen beobachtet werden, da diese etwas undurchsichtig sind. Kurz nachdem die Tentakeln sich wieder ausgestreckt haben, werden all' die kleinen Massen von Protoplasma wieder aufgelöst, und die purpurne Flüssigkeit in den Zellen wird wieder so homogen und durchsichtig, wie sie vorher war." „Die kleinen Massen von zusammengeballter Substanz sind von den allerverschiedensten Formen, oft kugelig oder oval, manchmal sehr verlängert, oder ganz unregelmässig mit faden- oder halsbandartigen oder keulenförmigen Vorsprüngen. Sie bestehen aus dicker, augenscheinlich zäher Substanz, welche in den äusseren Tentakeln von einer leicht purpurnen und in den kurzen scheibenständigen Tentakeln von einer grünlichen Färbung ist. Diese kleinen Massen verändern unaufhörlich ihre Form und Stellung und ruhen niemals. Eine einzige Masse theilt sich oft in zwei, welche sich nachher wieder vereinigen. Ihre Bewegungen sind ziemlich langsam und gleichen denen der Amoeben oder der weissen Blutkörperchen. Wir können daher folgern, dass sie aus Protoplasma bestehen." „Der Process der Zusammenballung ist ein lebendiger; ich meine damit, dass der Inhalt der Zellen lebendig und unverletzt sein muss, um in dieser Weise afficirt werden zu können." Aus der eingehenden Schilderung Darwin's gehen vor Allem zwei wichtige Dinge klar hervor: 1. dass die beschriebene Zusammenballung nur in lebenden

Zellen auftritt, 2. dass die lebende Zelle die Kraft und das Bestreben hat, jene Zusammenballungen lebendiger Substanz wieder aufzuheben und den früheren Stand der Dinge wieder herzustellen. Bezüglich der Natur der sich ballenden Substanz glaubt Darwin annehmen zu dürfen, dass sie lebendes Protoplasma sei, welche Meinung zwar nicht vollständig zutreffend, aber doch annähernd richtig sein dürfte.

H. de Vries hat die „Aggregation“ in den Drosera-Tentakeln hinsichtlich des letzten Punktes einer genauen Prüfung unterzogen[1]) und fasst seine Resultate dahin zusammen, dass er an der „Aggregation“ drei Phasen unterscheidet: 1. beschleunigte und vielfach stärker differenzirte Circulation des wandständigen Protoplasmas, 2. Theilung der Vacuole in mehr oder weniger zahlreiche kleinere, welche dabei alle von einem Theile der ursprünglichen Wand der Vacuole umschlossen bleiben, 3. eine sehr bedeutende Verminderung des Volumens dieser Vacuolen, bei der ein Theil ihrer Masse durch ihre Wand hindurch ausgestossen wird und sich zwischen dieser und dem circulirenden Protoplasma ansammelt. Hinsichtlich der Natur der entstehenden Ballen erfahren wir hieraus also, dass sie Theilproducte der ursprünglich einzigen Vacuole seien, welche zugleich eine mehr oder minder starke Contraction erleiden, so dass das Gesammtvolumen aller Theil-Vacuolen weit hinter dem der anfänglich einzigen zurückbleiben kann. Da die Vacuolen nach Vries[2]) immer mit einer eigenen Wand aus lebendem Protoplasma (dem Tonoplasten) umkleidet sind, welche offenbar bei diesen Vorgängen eine entscheidende Rolle spielt, so stimmt Vries mit Darwin insofern überein, als beide die sich ballende Substanz für lebendes Protoplasma erklären, wobei nur Vries die Ballung auf einen bestimmten Bestandtheil des Protoplasmas, die Vacuolenwand, zurückführt. Dass die Aggregation nur in lebenden Tentakeln eintritt, ist somit begreiflich.

Nun darf nicht unerwähnt bleiben, dass nicht sämmtliche „aggregated masses“, welche Darwin gesehen und beschrieben hat, sich auf die von Vries gewollte Weise erklären lassen, was Vries selbst mit der Bemerkung zugiebt, dass Darwin mit der „eigentlich

---

1) Bot. Ztg. 1886, No. 1—4.

2) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVII, Heft 3.

physiologischen Aggregation“ einen dieser ganz fremden Vorgang verwechselt und theilweise vermengt habe, den Vorgang der Eiweissausscheidung aus dem Zellsaft; letzterer enthalte Eiweiss und scheide dasselbe unter dem Einfluss mancher Mittel, welche zugleich echte Aggregation verursachen, aus.

Führen wir uns diesen Eiweissniederschlag etwas näher vor Augen. Zur Hervorrufung desselben ist es am zweckmässigsten, etwa einprocentige wässerige Auflösung von kohlensaurem Ammoniak auf die Tentakeln einwirken zu lassen; dann wird in den oberen Stielzellen, die ja, wie schon erwähnt, der Beobachtung am günstigsten sind, binnen Kurzem der gewünschte Niederschlag eintreten. Zunächst scheiden sich kleine Kügelchen aus, welche rasch mit anderen zu grösseren verschmelzen und schliesslich in Form einiger grosser, stark lichtbrechender, anscheinend solider Kugeln im Zellinnern liegen (Fig. 1). Falls der Zellsaft gefärbt war, nehmen diese Kugeln nach einiger Zeit auch Farbstoff in sich auf, so dass sie den getheilten contrahirten Vacuolen zum Verwechseln ähnlich sehen. Während aber die Zellsaftblasen oder Theilvacuolen beim Erwärmen platzen, ist das bei jenen Eiweisskugeln nicht der Fall; letztere zeigen ferner beim Zerdrücken zahlreiche Risse. Doch liessen Vries auch diese Merkmale oft im Stiche, so dass er für viele Fälle die Frage, ob Vacuole oder Eiweisskugel, unentschieden lassen musste.

Die von Vries gegebenen einschlägigen Zeichnungen und Beschreibungen über erwähnte Bildungen sind so detailirt klar und bestimmt, dass über deren Richtigkeit auch im Falle mangelnder eigener Anschauung kaum ein Zweifel gehegt werden könnte. Ich will nur noch hinzufügen, dass man mit Kali 1 : 1000 oder Ammoniak 1 : 10000 in den gegen die Tentakelmitte oder -Basis zu gelegenen Zellen leicht auch Ausscheidung von Eiweisskugeln im Cytoplasma erhält, deren Lage besonders deutlich wird nach Zugabe von 10 % Salpeter, wodurch die Vacuolenwand sich contrahirt. Um das Eindringen des Reagens zu erleichtern, schneidet man die Tentakel in kurze Stücke.

Anders verhält es sich nach meiner Ansicht hinsichtlich des Werthes, welchen er den von ihm unterschiedenen zweierlei Ballungen beilegt; die eine ist nach ihm die „echte physiologische Aggregation“, die andere ein gewöhnlicher Fällungsvorgang, etwas von ersterer wesentlich verschiedenes.

Was ich wahrscheinlich zu machen suche, ist die nahe innere Verwandtschaft beider Vorgänge, so dass eine weniger scharfe Scheidung derselben, oder gar ein Zusammenwerfen beider nach Darwin's Vorgang nicht unberechtigt erschiene.

Schon die häufig gemeinschaftliche Entstehungsursache für beiderlei Arten von Ballung, Contraction der Vacuolenwand und Ausscheidung von Eiweiss aus dem Zellsaft[1]), weist auf die Verwandtschaft beider Vorgänge hin. Kohlensaures Ammoniak, welches von Darwin als das energischste Mittel, Ballung des Protoplasmas hervorzurufen, besonders hervorgehoben und auch von Vries als solches erkannt wurde, veranlasst, in sehr verdünntem Zustande gegeben, zunächst Ablösung, Theilung und Contraction der Vacuolenwand, dann Ballung des Zellsaft-Eiweisses. Ebenso wie kohlensaures Ammoniak wirkt freies Ammoniak und — nach meinen eigenen Erfahrungen — Kali in stark verdünnter Lösung. Wie es scheint, hängt die Wirkung mit der Alkalizität der Lösung zusammen, worauf später noch zurückgekommen werden soll. Von vielen sonstigen Mitteln, welche Darwin zur Erzielung der „Aggregation" angewandt hat, und unter denen rohes Fleisch und sonstige thierische wie auch vegetabilische Theile und Substanzen eine Hauptrolle spielen, lässt sich vermuthen, dass dieselben vermöge der in ihnen enthaltenen oder denselben anhängenden Spuren von Ammoniak gewirkt haben. Denn dass wirklich Spuren von dieser Base und seinem kohlensaurem Salze den Zellinhalt zur Aggregation bringen, gibt Darwin selbst an, indem er berichtet, dass bei einem empfindlichen Blatte die Aufsaugung von 0,0005 Milligramm durch eine Drüse genügt, um im Laufe einer Stunde deutlich mikroskopisch bemerkbare Zusammenballungen in den oberen Parenchymzellen des Stieles hervorzurufen. Solche geringe Mengen von Ammoniak dürfen aber wohl in den meisten der angewandten Reizmittel vermuthet werden; in rohem Fleischaufguss z. B. können durch die nie fehlenden Fäulnisspilze Spuren von Ammoniak sich bilden, sie können auch dem mit Wasser extrahirten rohen Fleisch oberflächlich angehängt haben etc.

Hinsichtlich der Wirkungsweise der „Aggregation" verursachenden Substanzen spricht Darwin ferner die Ansicht aus, dass die-

1) Die Eiweissballen im Cytoplasma sind ganz ähnlicher Natur wie die Eiweisskugeln im Zellsaft.



selben nicht wirken, indem sie absorbirt werden, sondern lediglich durch Contact; die irgendwo eingetretene Wirkung soll dann, wenn ich richtig verstehe, fortgepflanzt werden, ohne gleichzeitige Weiterverbreitung der bewirkenden Substanz. Bezüglich des Ammoniaks nun kann man kaum dieser Meinung sein, wenn man beachtet, wie rasch sich dasselbe von der mit Ammoniak befeuchteten Drüse aus weiter verbreitet, von den Epithelzellen zu den darunter liegenden Parenchymzellen des Drüsenkopfes und von dem Köpfchen aus in den Stiel. Der Weg des Ammoniaks (oder eines andern Alkalis) macht sich bemerklich durch die Verfärbung des schön purpurrothen Zellsaftes in's schmutzigbraune, eine Reaction, die man auch erhält, wenn man den Farbstoff mit Weingeist extrahirt und im Reagenscylinder mit Ammoniak versetzt. Bemerkenswerth ist auch, dass nur die grossen Enddrüsen das Ammoniak (und wahrscheinlich auch andere lösliche Stoffe) eindringen lassen, die Scheibendrüsen auf der ganzen Oberfläche des Drüsenkopfes, die Randdrüsen nur auf der oberen, beziehungsweise inneren von Epithel überzogenen Seite; sämmtliche mit wahrer Epidermis bekleideten Stellen der Droseratentakeln wie des ganzen Blattes scheinen nichts aufzunehmen; zu ihnen gelangt das Ammoniak nur von der Enddrüse aus, wie aus der ganzen Aufeinanderfolge der Wirkungen geschlossen werden muss. Die Verfärbung (das Dunkelwerden) der Tentakeln zeigt einen von der Enddrüse successive gegen die Basis derselben gehenden Verlauf; die Ballung schreitet ebenso fort. Indem sich das Reagens durch das Wandern von Zelle zu Zelle entsprechend verdünnt, schwächt sich seine Wirkung ab; die Verfärbung wird geringer, die Ballung ebenfalls der grösseren Verdünnung entsprechend anders (siehe weiter unten). Nur die auf den Tentakeln wie auf der Blattfläche zerstreuten wenigzelligen Papillome machen eine Ausnahme von der allgemeinen Undurchlässigkeit; in ihren Zellen treten die beschriebenen Wirkungen ebenso rasch auf, wie in den Drüsenköpfen und verbreiten sich von da aus nach den benachbarten Zellen, wie von den Enddrüsen aus. Diese Erscheinung bietet ein beachtenswerthes Pendant zu der fast ausschliesslichen Aufnahmefähigkeit gewisser Theile der Wurzeln, nämlich der Wurzelspitzen [1]).

1) Siehe auch Fr. Schwarz, die Wurzelhaare der Pflanzen, Untersuchungen aus d. bot. Institut Tübingen, II. Heft.

Das in die Zellen der Droseratentakeln auf bestimmten Wegen eindringende Ammoniak oder kohlensaure Ammoniak mit seiner Nebenwirkung auf den Farbstoff[1]) verursacht, wie schon bemerkt, sowohl Contraction der Vacuolenwand als Ballung des im Zellsaft gleichmässig vertheilten Eiweissstoffes; es ist zugleich eines der vorzüglichsten Mittel, beiderlei Vorgänge hervorzurufen, und bildet wahrscheinlich in mehreren von Darwin erwähnten Fällen der Ballung durch andere Reizmittel die eigentliche Ursache der „Aggregation".

Fassen wir die Natur der contrahirten Vacuolenwand, sowie des aus dem Zellsaft ausgeschiedenen Stoffes näher in's Auge, so kommen wir gleichfalls zu dem Schlusse der nahen Uebereinstimmung beider. Vacuolenwand und Zellsaftausscheidungen bestehen der Hauptsache nach aus Eiweiss; bezüglich der ersteren ist dies eigentlich selbstverständlich, da sie einen lebenden Bestandtheil des Protoplasten bildet (Vries), aber auch mikrochemisch beweisbar; dass letztere aus Eiweiss bestehen, hat Vries selbst nachgewiesen. Dieselben absorbiren Farbstoffe, wie den im Zellsaft gelösten Farbstoff, oder Carminammoniak, das von aussen zugeführt wird; sie färben sich ferner mit Jodlösung braun, mit Millons Reagens ziegelroth; Zuckerwasser und concentrirte Schwefelsäure erzeugen rosenrothe Farbe; Salpetersäure färbt sie gelb und Ammoniak erhöht den gelben Ton. Wenn auch von den Beimengungen gesprochen werden darf, so sei hervorgehoben, dass die Eiweisskugeln im Zellsaft nach meinen Versuchen ebenso wie häufig Protoplasma starke Fettreaction mit Ueberosmiumsäure geben, also Fett beigemischt enthalten, ferner wie jenes Gerbstoff führen. Als besonders entscheidend aber muss das von mir constatirte grosse Silberreductionsvermögen des ausgeschiedenen Eiweissstoffes gelten.

Bringt man lebende Droserablätter in die von Loew und mir zum Nachweis eines chemischen Unterschiedes zwischen dem Eiweiss lebenden und todten Protoplasmas benutzte alkalische Silberlösung (Verdünnung 1 : 100 000), so gewähren die Tentakeln nach 12 Stunden den Anblick, den mit dieser Lösung reagirende Objecte überhaupt bieten; sie sind schwarz geworden. Die mikroskopische Untersuchung lehrt

---

1) Bei grosser Verdünnung der Base tritt keine Verfärbung, wohl aber Ballung ein.



nun, dass ein Theil dieser Schwärzung auf das Zellsafteiweiss entfällt, welches sich in Folge des Ammoniak- und Kaligehaltes der Silberlösung ausgeschieden und dann Silber reducirt hat. In den Zellen der Drüse und des Stieles liegen schwarze Kugeln von verschiedenster Grösse, häufig im Begriffe zu zwei oder mehreren zu verschmelzen. Die erwähnten Theilproducte der Vacuolenwand, welche nach starker Contraction in Grösse und Form manchmal den Eiweisskugeln täuschend ähnlich sehen, werden zwar auch mit Silberlösung schwarz, sind aber nach der Reaction nicht mit letzteren zu verwechseln, da sie im abgestorbenen Zustande (Silberlösung tödtet sie allmählich) nicht mehr gespannt sind, sondern zusammenfallen, während die Eiweisskugeln nach der Silberreaction annähernd denselben Umfang wie vorher besitzen. Loew und ich haben den Stoff, der zugleich Eiweissreactionen und jene wunderbar intensive Silberreductionskraft zeigt, actives Albumin genannt. Die Eiweisskugeln im Zellsaft von Drosera bestehen somit aus activem Albumin, derselben Substanz, welche auch das lebendige Protoplasma [1]) zusammensetzt; sie sind also stofflich mit der Vacuolenwand identisch. Sehr gut ist die Silberreaction zu erhalten, wenn man die Droserablätter zuerst längere Zeit in verdünntes Ammoniak (1 pro mille) bringt, dann in die erwähnte Silberlösung. Das active Albumin, welches im Zellsaft gelöst ist, scheidet sich aus (ballt sich zusammen) und geht damit in einen resistenteren Zustand [2]) über, in welchem es mit der Silberlösung ausgezeichnet reagirt. Das active Albumin, welches nicht in diesem resistenten Zustand sich befindet, ist eine äusserst veränderliche Substanz, welche im Allgemeinen unter denselben Umständen sein Silberabscheidungsvermögen verliert, unter denen die Zelle abstirbt. Da Silberlösung die Zellen bald tödtet, ist eine vorausgehende Behandlung mit verdünntem Ammoniak von Vortheil.

Im Anschluss an die Silberabscheidung durch die geballten Massen sei auch die Thatsache erwähnt, dass das active Albumin nicht blos in der Vacuolenflüssigkeit der Tentakeln enthalten ist,

---

1) Loew und Bokorny, die chem. Kraftquelle im lebenden Protoplasma.

2) Siehe auch Verf., neue Untersuchungen über die Silberabscheidung durch actives Albumin, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, Heft 2.

sondern auch in jener des Blattgewebes, wenn auch in etwas geringerer Menge. Mit verdünntem Ammoniak behandelte Blätter lassen allenthalben in den Epidermis- und Spaltöffnungszellen, sowie den grünen Parenchymzellen Eiweisskügelchen erkennen, welche sich aus deren Zellsaft ausgeschieden haben; bei darauf folgender Behandlung mit Silberlösung werden dieselben intensiv schwarz, so dass — makroskopisch besehen — nicht blos die Tentakel, sondern das ganze Blatt geschwärzt erscheint. Drosera scheint mit zu den günstigsten Objecten zu gehören, um die Silberreaction lebender Zellen zu sehen.

Ein weiteres Moment, welches für die Verwandtschaft der von Darwin unter „Aggregation" zusammengefassten zweierlei Vorgänge spricht, ist das Nichterfolgen beider, wenn die Tentakeln auf natürlichem Wege oder durch schädliche Eingriffe abgestorben sind.

Dass die Ablösung und Contraction der Vacuolenwand nicht mehr erfolgt nach eingetretenem Zellentode, ist eine nicht auffallende Erscheinung, da ja die Vacuolenwand selbst etwas lebendiges ist und mit dem Eintritt des Todes die Bedingungen für diesen Vorgang fehlen. Er erfolgt dann ebensowenig, als z. B. die Plasmolyse nach eingetretenem Tode des Plasmaschlauches.

Spirogyren, welche das herrlichste Object zum Studium plasmolytischer Vorgänge und des Verhaltens der Vacuolenwand darstellen, lassen leicht erkennen, wie verschieden sich lebende und todte Zellen in jener Beziehung verhalten. Tödtet man Spirogyren etwa durch verdünnte Säure, so vermag 10 % wässerige Salpeterlösung, sonst das sicherste Mittel zur Hervorrufung der gewünschten Vorgänge, weder Plasmolyse noch Ablösung des Tonoplasten zu bewirken. Sind die Zellen aber lebendig, so bewirkt genannte Lösung in den einen Zellen Plasmolyse, in andern (weniger widerstandsfähigen) Tod des äusseren Plasmas (besonders der äusseren Hautschicht) und Ablösung des allein noch am Leben bleibenden Tonoplasten, der als straff gespannte „Zellsaftblase" im contrahirten Zustande noch Tage lang fortleben kann, um dann endlich abzusterben und allmählich zu einem unscheinbaren Gebilde zusammenzusinken. Wie bei Spirogyren, so erfolgt auch bei Drosera die Ablösung der Vacuolenwand vom übrigen Plasma nach eingetretenem Tode durch Säuren nicht. Zu bemerken ist übrigens hier, dass häufig die Vacuolenwand den

Tod des sonstigen Zellplasmas überlebt, wie Vries[1]) ausdrücklich hervorhebt. So erträgt die Vacuolenwand etwas höhere Temperaturgrade, als das übrige Protoplasma; aus dem oben gebrauchten Beispiele geht ferner hervor, dass 10procentige Salpeterlösung oft den Tonoplasten allein am Leben lässt, im Uebrigen die Zelle tödtet.

Auffallend hingegen ist die erwähnte Thatsache, dass die Ausscheidung des Eiweisses aus dem Zellsaft von Drosera nicht mehr erfolgt, wenn die Zellen getödtet sind. Schon Darwin machte die Beobachtung, dass die „Aggregation“ mit verdünntem, kohlensaurem Ammoniak an getödteten Tentakeln nicht erfolgt. Obwohl dieser Forscher zwischen den genannten zweierlei Ballungen nicht unterschieden hat, so lässt sich doch sagen, dass er auch das Unterbleiben des Eiweissniederschlages bemerkt hat, da ja nach seiner Angabe keinerlei Ballung an todten Tentakeln eintritt. Vries machte ebenfalls die Wahrnehmung, dass plötzliches Tödten durch Alkohol oder durch Wärme das Vermögen, jenen Niederschlag bei nachherigem Zusatz von kohlensaurem Ammoniak entstehen zu lassen, vernichtet. Ich selbst überzeugte mich bei Drosera mehrfach von dem erwähnten Verhalten, das ich ja, nachdem ich die Natur der Ausscheidungen erkannt hatte, erwarten musste, da ich dasselbe schon früher bei Spirogyra an dem im Zellsaft gelösten activen Albumin gefunden hatte[2]). An ein und demselben Droserablatt findet man oft neben lebenden Tentakeln auch abgestorbene; versucht man die Einwirkung des kohlensauren Ammoniaks mit besonderer Rücksichtnahme auf letztere, so bemerkt man immer das Unterbleiben der Ballung, speciell der Eiweissausscheidung aus dem Zellsaft in diesen. Vergleicht man ferner lebende und abgestorbene ganze Droserablätter, so lässt sich derselbe Unterschied unschwer constatiren; die lebenden Blätter reagiren, die todten nicht. Künstlich getödtete Tentakeln ergeben auch keine Ballung, wobei man übrigens darauf sehen muss, dass nicht etwa das Tödtungsmittel selbst „Aggregation“ hervorruft, was auch mitunter eintritt. Ebenso ist an den eines natürlichen Todes gestorbenen Tentakeln bei der-

1) Vries, plasmolytische Studien, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVI, Heft 4.

2) Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. XIX, Heft 2, Einwirkung basischer Stoffe auf lebendes Protoplasma.

artigen Versuchen immer sorgfältig darauf zu achten, ob nicht etwa zusammengeballte Inhaltsmassen vorhanden sind, bevor die Ammoniaklösung zugegeben wird; denn oft findet man solche darin — vermuthlich, weil der Tentakel im Moment der Reizung abgestorben ist. Mitunter trifft man Tentakel an, in denen die Drüsenzellen todt, die Stielzellen noch am Leben sind; einwirkende Ammoniaklösung erzeugt dann in ersteren keine Ballung des Inhalts, wohl aber in letzteren. Wendet man das vorzüglichste Mittel zur Herbeiführung jener Ausscheidungen, Ammoniak oder kohlensaures Ammoniak, in concentrirteren Lösungen an, so erfolgt die Ballung nicht, weil mit dem Eindringen dieser starken Lösungen sogleich der Tod und die Umwandlung des activen Albumins eintritt. Einprocentige Lösung von Ammoniak ruft häufig in lebenden Droseradrüsen keinerlei Aggregation hervor; 10procentige wohl niemals eine Spur davon. Auch hier kann man wieder erkennen, wie die Lösung zunächst durch die Drüsenoberfläche allein eindringt und dann durch den Stiel hinabgehend sich verdünnt; die vom Drüsenkopf weit entfernten Stielzellen zeigen dann häufig Aggregation, während der ganze obere Theil des Stieles, sowie die Drüse selbst davon frei sind. Letztere werden durch die concentrirtere Lösung zu rasch getödtet, als dass Zusammenballung des Inhaltes eintreten könnte.

Dass ferner die Ausscheidung des Zellsaft-Eiweisses durch sehr verdünntes Ammoniak in der lebenden Zelle vor sich geht, ohne dass letztere dauernden Schaden leidet, geht aus der später erfolgenden Wiederauflösung der geballten Massen hervor, von der schon Darwin berichtet, und die man leicht beobachten kann, wenn man einen mit äusserst verdünntem kohlensaurem Ammoniak gereizten Tentakel nach Entfernung des Reizmittels sich überlässt; er kehrt zum ursprünglichen Zustand zurück. Die Thätigkeit der lebenden Zelle ist also auf Wiederauflösung dieser Massen gerichtet (vergl. darüber auch das später bei Spirogyra gesagte).

Endlich darf wohl zu Gunsten meiner Ansicht auch noch die Aehnlichkeit in der Veränderung hervorgehoben werden, welche Vacuolenwand und Eiweisskugeln erleiden, wenn sie, nachdem die sonstige Zelle abgestorben ist, sich selbst überlassen bleiben. Die Vacuolenwand erstarrt allmählich; ebenso werden die Eiweisskugeln

langsam starr und zugleich resistenter gegen chemische Reagentien [1]). Anfangs sind letztere offenbar dem flüssigen Zustande nahe, da sie oft rapid mit einander verschmelzen, eine Eigenthümlichkeit, die Vries übrigens auch von den Theilvacuolen bei Drosera angiebt, und welche ja vorhanden sein muss, wenn aus den Theilvacuolen nach Aufhören des Reizes wieder eine einzige werden soll.

Die Uebereinstimmung zwischen Zellsaftblasen und den erwähnten Eiweissballen ist somit eine mehrfache. Beide bestehen aus activem Albumin, haben gleiche Entstehungsursachen und erscheinen unter gewissen Umständen beide nicht. Ueber die Art und Weise der Einwirkung des kohlensauren Ammoniaks und sonstiger alkalischer Lösungen auf das active Albumin sei nur die Andeutung gestattet, dass letzteres wahrscheinlich veranlasst wird, in einen wasserärmeren Zustand überzugehen. Aehnlich wie gewisse Aldehyde durch Spuren von Säuren und manche auch durch Alkalien gezwungen werden, sich zu polymerisiren, so das active Albumin unter dem Einfluss geringer Mengen Ammoniaks. Indem es sich polymerisirt [2]), scheidet es Wasser aus, wird wasserärmer und damit weniger voluminös. So mag einerseits die Contraction der Vacuolenwand, andrerseits die Ballung des vorher im ganzen Zellsaft verbreiteten Eiweisses zu Stande kommen.

Drosera dichotoma. Auf den mehrfach gabelig getheilten Blättern dieser australischen Droseraart sitzen Tentakeln von ähnlichem Bau, wie die der Drosera rotundifolia. Die Reaction derselben auf sehr verdünnte wässerige Ammoniaklösung kann hier ebenfalls am besten an den oberen Zellen des Tentakelstieles beobachtet werden, da diese Stelle wegen der geringen Zellenzahl am durchsichtigsten ist, was bei der durch Ammoniak erfolgenden Dunklung besonders in's Gewicht fällt.

Wässerige Ammoniaklösung von 1:1000 schien schon zu concentrirt zu sein, um an dem von mir untersuchten Exemplar Aggregation hervorzurufen. In den Zellen des Tentakelkopfes, wie auch

1) Das enorme Silberreductionsvermögen derselben geht nach einiger Zeit verloren.

2) Bei der Polymerisation vereinigen sich zwei oder mehrere Molecüle zu einem einzigen entsprechend grösseren, was bei gequollenen Körpern zu einer Wasserausscheidung führen muss (Nägeli's Micellartheorie).



den oberen des Stieles erfolgte sie nicht, wohl aber in denen der unteren Stielhälfte, wohin das offenbar auch hier durch den Drüsenkopf allmählich in den Stiel nach unten vordringende Reagens in erheblich verdünntem Zustande gelangt war.

Kalt gesättigte wässerige Coffeïnlösung rief in den oberen Stielzellen sogleich Ausscheidung von Kugeln aus dem Zellsaft hervor. Eine Contraction der Vacuole schien mir hier nicht dem Auftreten dieser Kugeln vorauszugehen. Zehnprocentige Salpeterlösung rief an den mit Coffeïn behandelten Zellen normale Plasmolyse hervor.

Spirogyra. Wenn man Spirogyren[1]) in verdünnte Lösungen von kohlensaurem Ammoniak bringt, so nehmen dieselben sofort auch für das freie Auge ein wesentlich verändertes Aussehen an. Die zuerst lieblich grüne Farbe geht in eine schmutziggrüne über, die Fäden verlieren ihre Durchsichtigkeit. Enthalten dieselben Gerbstoff, was nicht immer der Fall ist, so kommt nach kurzer Zeit eine Bräunung der Fäden hinzu, welche das Grün ganz verdecken kann; letztere rührt davon her, dass der Gerbstoff durch das Alkali gebräunt wird, ähnlich wie bei Drosera der ursprünglich purpurrothe Farbstoff damit eine dunkle Farbe erhält. Verfolgen wir die durch das kohlensaure Ammoniak eintretenden Veränderungen mikroskopisch, so bemerken wir im Plasmaschlauch, der zuerst völlig durchsichtig und fast körnchenfrei war, nun eine Unzahl kleinster Körnchen, welche oft nur mit Immersionssystemen deutlich unterschieden werden können. Sie stehen gewöhnlich sehr dicht und sind über den ganzen Plasmaschlauch verbreitet; mitunter aber zeigen sich nur einzelne Partieen desselben granulirt, indem die Körnchen zerstreute Gruppen bilden. Häufig (wenn die Spirogyren gut ernährt sind, besonders im Spätherbst) scheiden sich auch aus dem Zellsaft Körnchen derselben Art aus und zwar in grosser Zahl; letztere unterscheiden sich von denen des Plasmaschlauches dadurch, dass sie im Moment der Entstehung frei in der Zellflüssigkeit schweben und sich allmählich nach der zufällig unten befindlichen Seite setzen.

1) Bei Spirogyren liegt bekanntlich der ziemlich dicken geschichteten Zellhaut ein dünner Plasmaschlauch an mit spiral-bandförmigen Chlorophyllkörpern; er umschliesst eine einzige grosse Vacuole (Zellsaft), in welcher der Zellkern central suspendirt d. h. durch feine Plasmastränge mit dem wandständigen Protoplasma verbunden ist. Die Grösse der Zellen ist häufig eine sehr erhebliche.

Auf den Tonoplasten übt kohlensaures Ammoniak nicht die bei Drosera besprochene Wirkung aus; er löst sich nicht ab, contrahirt sich nicht.

Merkwürdig an dem ganzen Vorgang der Körnchenbildung ist der Umstand, dass die Spirogyrenzellen dabei lebendig bleiben, wenn das Reagens nicht zu concentrirt, etwa in 1 : 5000- oder 1 : 10 000-Lösung, angewandt wird. Die Fäden behalten ihren Turgor bei, während bekanntlich beim Absterben des Plasmaschlauches derselbe augenblicklich schwindet; der Kern sieht normal aus, das Chlorophyllband behält seine zackigen Ränder etc. Nur wenn man das Reagens dauernd einwirken lässt, tritt allmählich der Tod ein; entfernt man dasselbe rechtzeitig und ersetzt es durch reines Wasser, so werden die beschriebenen Veränderungen wieder rückgängig gemacht. Bei Anwendung grösserer Concentrationen, z. B. 1 Procent, treten zunächst auch die beschriebenen Erscheinungen auf; der Turgor schwindet aber dann rasch mit dem Absterben des Plasmaschlauches, der Zellkern verliert seine Spindel- beziehungsweise Scheibenform und seine centrale Stellung, die Chlorophyllbänder verquellen u. s. w. Nach solchen Eingriffen vermag natürlich die Zelle bei Ersatz des Reagens durch reines Wasser den ursprünglichen Zustand nicht mehr herzustellen.

Man könnte glauben, der Sitz der zuerst angeführten Körnchen, nämlich der als dem Plasmaschlauch angehörig bezeichneten, liesse sich nicht genau bestimmen, da der Schlauch sehr dünn ist und einerseits der Zellhaut dicht anliegt, andrerseits (nach innen) an den ebenfalls Körnchen ausscheidenden Zellsaft grenzt. Die von vorneherein unwahrscheinliche Annahme ihrer Zugehörigkeit zur Zellhaut lässt sich leicht widerlegen, indem man entweder den Plasmaschlauch durch fünf- bis zehnprocentige Salpeterlösung lebend zur Ablösung bringt und dann kohlensaures Ammoniak beziehungsweise Coffeïn einwirken lässt, oder indem man letzteres zuerst zugiebt und nach eingetretener Granulation die Plasmolyse mit Salpeterlösung bewirkt. In beiden Fällen werden die Körnchen ausserhalb der Grenzen des Plasmaschlauches fehlen (Fig. 2 und 3). Dafür, dass die Körnchen ausser im Zellsaft auch im Plasmaschlauch erscheinen, spricht der erwähnte Umstand, dass ein Theil der gebildeten Granulationen gleich von der Entstehung an unbeweglich fest zu sitzen scheint und sich auch in der Folge nicht nach der untenliegenden Seite der Zellen senkt, während ein anderer Theil

die bekannte Zitterbewegung kleiner Körperchen zeigt und sich allmählich nach unten setzt; ferner die mikroskopisch (durch verschiedene Einstellung) controlirbare Vertheilung ersterer Körnchen in der Fläche eines Cylindermantels (entsprechend der Form des Plasmaschlauches); endlich die Häufung der Körnchen an den senkrecht stehenden Querwänden, wo dieselben zu vielen über einander stehen und deswegen bei mikroskopischer Betrachtung (von oben) besonders dicht zu liegen scheinen. Bei Coffeïnwirkung lassen sich die ausserhalb der Vacuolenwand gebildeten (Plasma-) Kugeln klar unterscheidbar machen, wenn man nach Coffeïn 10 % Salpeterlösung zusetzt. Dann sieht man Fälle wie den in Fig. 4 dargestellten.

Während die Vacuolenwand von Spirogyra sich wesentlich anders verhält, als die in den Zellen von Droseratentakeln, besteht zwischen den Ausscheidungen im Zellsaft beider Pflanzen nach Einwirkung von kohlensaurem Ammoniak vollständiger Parallelismus.

Die Ausscheidungen im Zellsaft der Spirogyren entstehen nur, so lange die Zellen lebendig sind; von selbst abgestorbene Spirogyren oder künstlich getödtete lassen dieselben nicht entstehen. Lässt man Spirogyrenzellen durch verdünnte Säuren, durch Aetherdunst etc. absterben, so sucht man vergeblich jene Körnchen mit kohlensaurem Ammoniak hervorzurufen. Auch Spirogyrenzellen sind, wie schon erwähnt, bestrebt, die erfolgte Ausscheidung wieder rückgängig zu machen, wenn das Reagens durch reines Wasser ersetzt wird. Die Ausscheidung und Wiederauflösung sind wie bei Drosera Vorgänge an der lebendigen Zelle.

Auch die Entstehungsursache stimmt in beiden Fällen überein. Kohlensaures Ammoniak ist bei Drosera und Spirogyra das bequemste Mittel, die Ausscheidung hervorzurufen, welches noch in grosser Verdünnung wirkt. Wie bei Drosera kann auch bei Spirogyra dieses durch andere alkalische Stoffe ersetzt werden, wie durch freies Ammoniak, Kali, organische Basen, Mono-, Di- und Triaethylamin, Alkaloide und Coffeïn. Die mit letzterem bei Spirogyra erfolgenden Ausscheidungen sind manchmal sehr mächtig und von Loew und mir früher beschrieben worden. Durch ihre oft bedeutende Grösse und die Kugelgestalt sehen sie den von Vries beschriebenen Theil-Vacuolen ziemlich ähnlich und sind von Vries auch als Theilproducte des Tonoplasten erklärt worden. Dass sie das nicht sind, geht zur Evidenz

daraus hervor, dass man an mit Coffeïn behandelten und die erwähnten Ausscheidungen zeigenden Spirogyren den Tonoplasten mit Salpeterlösung noch als Ganzes zur Contraction bringen kann.

Hinsichtlich der physikalischen Eigenschaften zeigt sich ebenfalls eine grosse Aehnlichkeit insofern, als die Ausscheidungen bei Spirogyra wie bei Drosera Anfangs Neigung haben, zusammenzuschmelzen zu grösseren Kugeln, und während dieser Zeit offenbar dem flüssigen Zustande sich nähern. Bei längerem Liegen in der todten Zelle oder bei Einwirkung gewisser Reagentien gehen sie in eine feste und zugleich weniger lösliche Modification[1]) über. In der ersten Zeit nach ihrer Entstehung haben sie immer gerundete Umrisse wie die Eiweisskügelchen bei Drosera.

Endlich darf nicht das entscheidende Moment der chemischen Natur jener Körnchen im Zellsaft von Spirogyra übersehen werden. Sie geben die üblichen mikrochemischen Eiweissreactionen und haben ein enormes Silberabscheidungsvermögen, so dass sie aus alkalischer Silberlösung von 1:100000 noch das Metall abscheiden. Sie bestehen also aus activem Albumin, welches aber wie bei Drosera noch mit geringen Mengen Fett und Gerbstoff[2]) vermengt ist, wie die Reactionen mit Ueberosmiumsäure und Eisenvitriol darthun.

Der Parallelismus in dem Verhalten der Ausscheidungen, welche kohlensaures Ammoniak im Zellsaft von Droseratentakeln und in dem von Spirogyra hervorruft, ist also ein so vollständiger, dass wir beide ohne Weiteres für identisch halten können.

Bezüglich der Wirkung des Coffeïns auf Spirogyren sei noch hervorgehoben, dass selbst 24stündiges Liegen derselben in kalt gesättigter wässeriger Coffeïnlösung die Spirogyren nicht tödtet. Bei einem von mir angestellten Versuche mit Sp. maxima besass diese nachher noch starken Turgor und ergab mit 10procentiger Salpeterlösung normale Plasmolyse. 24 Stunden in 1 pro mille Ammoniaklösung gelegene Spirogyren derselben Art waren nach dieser Zeit abgestorben, schlaff, verfärbt, und unfähig, sich wieder zu erholen.

1) Siehe auch Pfeffer, Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Mittheilungen aus dem bot. Inst. Tübingen. II. Bd., 2. Heft.

2) Dafür dass der Gerbstoffgehalt nicht wesentlich ist, zeugt der Umstand, dass man den Gerbstoff extrahiren kann, ohne dass der Bestand der Körnchen irgendwie gestört wird; als gerbsaures Eiweiss, wie Pfeffer meint, können deswegen jene Kügelchen nicht wohl angesehen werden.

Nepenthes phyllamphora. Diese merkwürdige Pflanze gleicht der Drosera insofern, als sie in ihren Kannen ein stark verdauendes Secret absondert, wenngleich die absondernden Organe wesentlich anders beschaffen sind als bei Drosera. Ich öffnete zum Zwecke der Untersuchung eine Kanne, welche mit mindestens einem Dutzend halbverdauter Asseln gefüllt war und in Folge eingetretener Fäulniss des Inhaltes einen höchst widerlichen Geruch verbreitete; die Flüssigkeit in der Kanne zeigte schwach alkalische Reaction [1]). Die Digestionsdrüsen kleiden hier den unteren Theil der Kanne aus und lassen das untere Drittel der Kannen-Innenseite dicht punktirt erscheinen. Jeder Punkt entspricht einer Drüse, welche unter einer dünnen und nicht vollständigen Decke von Epidermiszellen wie in einer (nach dem Kannengrunde) offenen Tasche steckt. Der halbkugelige Drüsenkörper besteht aus aufrecht (d. h. senkrecht zur Kannenoberfläche) gestellten cylindrischen zartwandigen Zellen, über welchen ein mit einer körnigtrüben Masse gefüllter Hohlraum liegt, der durch die erwähnten Epidermiszellen gedeckt wird· Der obere Theil des Kruges ist frei von diesen Drüsen, erscheint deswegen nicht punktirt und fühlt sich glatt an [2]).

Hebt man von dem Boden der Kanne Flächenschnitte ab mit der Vorsicht, dass die Epidermiszellen möglichst unverletzt bleiben, so kann man in der gesammten Epidermis durch verdünntes kohlensaures Ammoniak oder freies Ammoniak oder auch noch besser durch 1 pro mille gesättigte Cofféinlösung eine Ausscheidung von kleinen Kügelchen aus dem Zellsaft und dem Plasma veranlassen, welche starkes Lichtbrechungsvermögen wie die bei Spirogyra und Drosera beobachteten besitzen und wie diese rasch zu grösseren Kugeln zusammenfliessen. In einigen der Epidermiszellen sah ich schon vor der Behandlung mit kohlensaurem Ammoniak solche Kügelchen; sie waren offenbar durch die Einwirkung der, wie erwähnt, schwach alkalisch reagirenden Flüssigkeit in der

---

1) Das Secret an sich soll saure Reaction besitzen, wenigstens das nach erfolgtem Reiz durch animalische Substanz abgesonderte. Ueber Nepenthes und andere insectenfressende Pflanzen vergl. auch O. Drude's Zusammenstellung in Schenk's Handbuch 1.

2) Der Bau dieser Drüsen wurde am eingehendsten von Wunschmann studirt. Ueber die Gattung Nepenthes, Berlin 1882.

Kanne zur Ausscheidung gebracht worden. Nach Verlauf von etwa $^1/_4$ Stunde war jede Epidermiszelle gefüllt mit grossen und kleinen glänzenden Kugeln, die sich auch nach ihren chemischen Reactionen als identisch erwiesen mit den bei Spirogyra beschriebenen. Sie werden mit alkalischer Silberlösung von 1:100 000 schwarz und geben mit Millons Reagens Rothfärbung; ausserdem geben diese Kügelchen noch Reactionen auf einen geringen Gehalt an Gerbstoff und Fett. In dem Zellsafte dieser Epidermiszellen ist also derselbe Stoff (actives Albumin) gelöst wie in dem von Spirogyra und dieser mit denselben anderweitigen Substanzen gemengt wie dort.

Um die Drüsenzellen selbst zu beobachten, fertigt man am besten Querschnitte an, welche so dick sind, dass wenigstens einige der Drüsenzellen unverletzt zwischen den beiden Schnittflächen liegen. Lässt man auf solche Schnitte kohlensaures Ammoniak einwirken, so bemerkt man, wie in den unverletzten Epidermiszellen, so auch in den Drüsenzellen Ballung. Ob die hier auffallend grossen Ballen durch Zusammenschmelzen kleiner Zellsaftkügelchen erstehen oder ob sie Theilproducte der Vacuolenwand sind, konnte ich nicht sicher entscheiden.

Da der dicke Ring an der Krugmündung bei allen darauf untersuchten Nepenthesarten Honig absondert und mir zuerst besonders secernirende Zellen die Zusammenballung des Zellinhaltes zu zeigen schienen, untersuchte ich diese Honigdrüsen auf Aggregationserscheinungen. An Querschnitten durch den Verdickungsring erweist sich eine Gruppe von Zellen deutlich nach Form, Grösse und Inhalt verschieden von dem sonstigen Gewebe; sie sind kleiner, ungefähr isodiametrisch, nicht gestreckt wie die benachbarten Parenchymzellen, und die ganze Gruppe geht nach rückwärts in ein kleines Gefässbündel über. In jeder solcher Zelle fand ich bei der Untersuchung in Wasser einen Ballen vor, der vermuthlich die contrahirte Vacuolenwand darstellte und nach Behandlung mit verdünntem kohlensauren Ammoniak eine Ausscheidung kleiner Kügelchen im Innern erkennen liess. Weiter habe ich diese Organe nicht untersucht.

Die haarförmigen Auswüchse am Rande der Blattspreite, die aber wie die Tentakeln von Drosera keine Haare sind, weil sie nicht Auswüchse der Epidermis darstellen und weil sie Gefässe im Innern erkennen lassen, zeigten keine der besprochenen Erscheinungen.

Darlingtonia californica. Ein Blatt dieser insectivoren Pflanze, welches in der Höhlung des blasig aufgetriebenen Blattstieles mehrere halbverdaute Thiere barg[1]), wurde aufgeschnitten und die Wand der Höhlung untersucht. Diese ist in ihren unteren Particen mit ziemlich langen und steifen rückwärts gerichteten Haaren besetzt, welche sich mikroskopisch als directe Auswüchse besonders grosser Epidermiszellen erweisen und mit einer sehr derben Membran versehen sind. In der oberen Hälfte der Höhlung ist die Wand von purpurner Farbe und scheinbar glatt; bei mikroskopischer Betrachtung aber bemerkt man an jeder Epidermiszelle einen nach rückwärts gerichteten niederliegenden Auswuchs von der Form eines kurzen spitzen Kegels; diese Behaarung ist durch ihre Kürze und angedrückte Haltung so unmerklich, dass man beim Darüberstreichen mit dem Finger nichts davon fühlt. Ganz oben treten dann wieder mit freiem Auge sichtbare und durch den Tastsinn wahrnehmbare, ziemlich steife, nach rückwärts gerichtete Haare auf. Die erwähnte Purpurfarbe hat ihren Sitz nicht in der oberflächlichen Schicht, sondern in darunter liegenden grösseren Zellen mit wellig hin und her gebogenen Wandungen.

Löst man nun einen Streifen der behaarten Epidermis in der unteren Hälfte der Höhlung ab, so bemerkt man bei directer Beobachtung (ohne weitere Anwendung von Reagentien) in den Epidermiszellen, welche keine Haare tragen, und zum Theil auch in den Basaltheilen der anderen, eigenthümliche Inhaltsmassen von traubenförmiger Gestalt und starker Lichtbrechung, welche aber mitunter auch in einzelne Kugeln zerfallen erscheinen. Zusatz von 1 pro mille Ammoniak oder kalt gesättigter wässeriger Coffeïnlösung bewirkt fast augenblicklich ein Trübwerden derselben, wobei sich die vorher homogenen Körper in Massen von schwammiger Structur verwandeln und gewöhnlich einzelne der Hohlräume sehr gross werden. Der Inhalt der Basaltheile der Haare wird meist feinschwammig, ebenso wie der der Haare selbst. Weitere Reactionen auf diese Inhaltskörper ergaben, dass dieselben zum grossen Theil aus Fett bestehen, welchem wenig Gerbstoff und in verschiedenem Maasse actives Albumin beigemischt ist. Sie wurden mit Ueberosmiumsäure insgesammt

1) Der Saft, in dem sie lagen, zeigte schwach alkalische Reaction.

tiefschwarz; mit alkalischer Silberlösung von 1 : 100 000 zeigten sie alle Farbentöne von gelbroth bis zum intensiven schwarz, woraus wiederum mit Evidenz hervorgeht, dass die Osmium- und Silberreaction, so gewöhnlich sie auch neben einander hergehen, doch nicht von demselben Körper verursacht werden, was übrigens auch chemisch gar nicht wahrscheinlich ist[1]). Mit oxydirtem Eisenvitriol färbten sich die Massen sehr schwach blau.

Etwas den früheren Beobachtungen mehr ähnliches fand ich vor, als ich den glatten Theil der Epidermis untersuchte. Sämmtliche Epidermiszellen einschliesslich des ihnen aufgesetzten kurzen Spitzchens zeigten mit Ammoniak von 1 : 1000 oder kaltgesättigter wässeriger Coffeïnlösung, soweit sie nicht angeschnitten waren, Ausscheidung von kleinen Kügelchen aus dem Zellsaft, welche mit $^1/_2$% Ueberosmiumsäure wie auch mit alkalischer Silberlösung 1 : 100 000 total schwarz wurden. Manchmal schien mir auch die Wandung der einzigen hier vorhandenen grossen Vacuole durch das Ammoniak eine geringe Contraction zu erleiden. Deutlicher war dies der Fall bei Einwirkung von Coffeïn, wo der Schlauch nicht bloss starke Contraction, sondern auch Theilung erlitt, sodass dann mehrere mit jenen Kügelchen angefüllte Schläuche in der Zelle lagen. Wo keine Contraction eingetreten war, konnte man nachher mit 10% Salpeterlösung (an den mit Coffeïn behandelten Zellen) normale Plasmolyse hervorrufen, woraus die noch lebendige Eigenschaft des so behandelten Protoplasmas hervorging; freilich manche Schläuche büssten bald ihre runde Gestalt ein.

Unter den zu kurzen Spitzen ausgezogenen Epidermiszellen finden sich Zellen mit purpurnem Zellsaft und wellenförmiger Wandung, deren Farbstoff durch verdünntes Ammoniak sofort in blau übergeht. Diese bald unmittelbar unter der Epidermis bald tiefer im Gewebe steckenden Zellen mit gefärbtem Zellsaft fanden sich an dem mir vorliegenden Exemplar nicht auf der ganzen purpurngefärbten Strecke des Blattstieles vor; einzelne schon dem freien Auge wahrnehmbare rundliche Stellen waren frei davon, sodass der betreffende Blatttheil purpurn mit weissen Flecken erschien. In den Farbstoff führenden Zellen ruft kalt gesättigte Coffeïnlösung Aus-

1) Siehe hierüber: Die chem. Kraftquelle im leb. Pr., p. 11.

scheidung der bekannten Kügelchen aus dem Zellsaft hervor, welche bald zu grösseren Kugeln zusammenfliessen. Der Farbstoff leidet anfangs nur wenig darunter; der Plasmaschlauch bleibt so intact, dass 10 procentige Salpeterlösung nachher noch normale Plasmolyse bewirkt.

Primula sinensis. Die schönen mehrzelligen Drüsenhaare dieser Pflanze, die ich ursprünglich auf die in Rede stehende Erscheinung hin untersuchte, zeigten nichts davon. Durch Körnchen, welche man an mit Ammoniak behandelten Drüsenhaaren wahrnimmt, darf man sich nicht irre leiten lassen; es sind gebleichte Chlorophyllkörner, welche schon vor der Behandlung dem wandständigen Theil des Protoplasmas eingebettet sind.

Hiergegen traf ich in der Epidermis der ganzen Pflanze Zellen an, welche die Ballung in schönster Weise zeigten und zwar Ballung von zweierlei Art wie bei Drosera, nämlich Contraction und Theilung der Vacuolenwand, wodurch die von Vries bei Spirogyra und Drosera beschriebenen Zellsaftblasen entstehen, ferner Ausscheidung von Eiweisskugeln aus dem Zellsaft [1]).

Die Oberfläche des ganzen von mir untersuchten Exemplares zeigte mehr oder weniger rothe Farbe, welche von Epidermiszellen mit wandständigem Protoplasma und rothgefärbtem Zellsaft herrührte. Bald sind sämmtliche Epidermiszellen (der Stengel, Blüthenstiele etc.) rothgefärbt oder nur einzelne; aber auch in ersterem Falle zeichnen sich immer einzelne Epidermiszellen durch ihre besonders tiefe Farbe aus. Der rothe Farbstoff, welcher im Zellsaft aufgelöst ist, geht augenblicklich in blau über, wenn man genügend Alkali eindringen lässt, und verdankt also zum Theil der sauren Reaction des Zellsaftes die Eigenschaft, roth zu sein. In manchen weniger gefärbten Zellen sah ich ferner einen Klumpen von tiefrother Farbe liegen, der vielleicht aus auskrystallisirtem Farbstoff bestand.

Gerade die tiefgefärbten Epidermiszellen sind es nun, welche die genannte doppelte Reaction bei Einwirkung sehr verdünnter Ammoniaklösung oder noch besser kalt gesättigter Coffeïnlösung zeigen. Letztere scheint hier wie bei Spirogyra das Leben der Zelle

1) Eiweisskügelchen im Plasma sind hier auch gelegentlich zu sehen, aber nicht so regelmässig wie die im Zellsafte.

nicht zu beeinträchtigen (wenigstens zunächst nicht) und ruft die Ballung in ausgezeichneter Weise hervor. Sobald dieselbe in die Zellen eindringt, erfolgt erhebliche Contraction (oft auch Theilung) der Vacuolenwand, so dass der Zwischenraum zwischen Vacuolenwand und äusserer Hautschicht des Protoplasmas ein sehr beträchtlicher wird; die Chlorophyllkörner der Epidermiszellen behalten dabei ihre wandständige Lage bei. Innerhalb der so gebildeten Blasen zeigt sich nach kurzer Zeit oder auch gleichzeitig eine Ausscheidung kleiner Kügelchen, welche ihren Reactionen und dem sonstigen Verhalten nach den früher beschriebenen gleichzustellen sind (Fig. 5, a, b und c). Wie bei Drosera nehmen dieselben auch hier allmählich einen Theil des Farbstoffes in sich auf[1]). Bei Behandlung mit Ammoniaklösung von 1 : 100 bekam ich nur die Eiweisskügelchen, nicht die Zellsaftblasen zu Gesicht; zugleich machten die Zellen einen Farbenwechsel von Roth zu Blau durch.

Durch alkalische Silberlösung von der Verdünnung 1 : 100 000 werden die Kügelchen wie auch der wandständige Plasmaschlauch schwarz, mit Ueberosmiumsäure ebenfalls tiefschwarz, mit Eisenvitriol blau.

Da die rothen Blumenblätter von Primula sinensis ebenfalls stark roth gefärbten Zellsaft in der Oberflächenschicht der Oberseite besitzen, untersuchte ich auch diese zu Papillen ausgewachsenen Zellen auf die in Frage stehende Erscheinung. Mit kalt gesättigter Coffeïnlösung behandelt zeigten sie sehr bald grössere und kleinere Kügelchen im Innern, welche ihrem ganzen Aussehen und Verhalten nach hier einzureihen sind. Als ich 10 procentige Salpeterlösung nach der Coffeïnbehandlung einwirken liess, erfolgte normale Plasmolyse.

Was nun hier der Farbstoff, von dessen Zusammenhang mit der ganzen Erscheinung berichtet wurde, mit dieser zu thun habe, lässt sich schwer vermuthen. Sicher ist, dass die stark gefärbten Zellen auch die Aggregation in ausgesprochenstem Maasse zeigen (bei Primula).

Besondere Erwähnung verdient noch die hier leicht zu con-

---

1) Der Farbstoff lässt sich leicht mit 50 procentigem Alkohol extrahiren, so dass dann die Kügelchen ungefärbt erscheinen.

statirende Thatsache, dass die Aggregation, insbesondere auch die Bildung von Eiweisskügelchen im Zellsaft, bei Einwirkung von Coffeïnlösung 1 : 1000 auftritt, bevor der Zellsaft durch die eindringende Base neutralisirt ist; intensiv roth gefärbte Zellen zeigen hier jene Eiweisskügelchen, die nach Pfeffer erst aus dem neutralisirten und alkalisch gemachten Zellsaft ausfallen sollen, wie gerbsaures Eiweiss aus einer sauren Lösung durch Zusatz von Alkali gefällt wird. Es liegt also hier offenbar ein anderer Vorgang zu Grunde. Erst nach längerer Einwirkung der Coffeïnlösung und reichlicherem Eindringen des Coffeïns geht die Farbe von roth in blau über, nachdem die Aggregation längst vollendet ist.

Crocus vernus. Betrachtet man den Narbenrand von Crocus vernus zunächst in Wasser liegend, so erscheinen die papillentragenden Zellen von einer gelben Flüssigkeit ausgefüllt; das Protoplasma bildet einen dünnen, der Zellhaut angedrückten Wandbelag, welcher nur da, wo der Zellkern liegt, beträchtlichere Dicke annimmt und, diesen umschliessend, erheblich in das Zellinnere vordringt; alles Uebrige ist Zellsaft d. i. Vacuolenflüssigkeit, welche einen intensiv gelben Farbstoff in Lösung hält. Die nicht am Narbenrande liegenden Epidermiszellen zeigen gleiche Structur und Zusammensetzung, sind aber nach der Längsrichtung des Organs gestreckt und nicht in Papillen ausgezogen.

Ersetzt man das Wasser durch Coffeïnlösung von 1:1000, so tritt ziemlich bald eine deutliche Veränderung ein; der Plasmaschlauch d. i. das gesammte wandständige Protoplasma löst sich von der Zellhaut ab und zieht sich mit gerundetem Umriss gegen das Innere der Zelle zurück, als ob ein Plasmolyse bewirkendes Mittel angewandt worden wäre. Und doch ist das nicht Plasmolyse, welche ja dadurch zu Stande kommt, dass wasseranziehende Stoffe ausserhalb des Plasmaschlauches (Zucker, Salpeter etc.), die man in grosser Menge, in 5—10procentigen und noch stärkeren Lösungen, einwirken lässt, auf osmotischem Wege Wasser aus der Zelle ziehen und in Folge von Verkleinerung der Vacuole ein Zusammenziehen des dieselbe umschliessenden Plasmaschlauches bewirken. 1 pro mille Coffeïnlösung ist nicht im Stande, eine derartige Wirkung auszuüben, da die Vacuolenflüssigkeit der Papillen hierzu viel zu concentrirt ist. Einprocentige Salpeterlösung bringt hier keine Plasmolyse zu Stande,

wohl aber fünfprocentige. Wenn somit die wasseranziehende Kraft der Vacuolenflüssigkeit mindestens so gross ist als die der einprocentigen Salpeterlösung, kann man von Coffeïn 1 : 1000 nicht erwarten, dass es Plasmolyse in jenen Zellen hervorrufe. Wir müssen also die Erscheinung auf etwas anderes zurückführen, und zwar auf Ausscheidung von Imbitionswasser im gesammten Plasmaschlauch, welcher hierdurch auf ein geringeres Volumen zusammenschrumpft. Der Plasmaschlauch bleibt hierbei lebendig, wie nicht nur aus seinem Aussehen, sondern auch besonders schlagend daraus hervorgeht, dass er eine Hülle von Cellulose um sich bildet, welche binnen 24 Stunden eine beträchtliche Dicke erreichen kann[1]). Diese Cellulosehülle ist besonders gut sichtbar, wenn man nachträglich ein plasmolysirendes Mittel anwendet; der Plasmaschlauch contrahirt sich noch weiter und nun sieht man deutlich die neue Cellulosehülle in der alten stecken mit scharfer Contur nach aussen und innen und messbarer Dicke; die übliche Cellulosereaction mit Jod und Schwefelsäure (letztere etwa 50procentig anzuwenden) gelingt an alter und neuer Membran sehr gut.

Bisweilen findet man schon ursprünglich — vor Behandlung mit Coffeïn — eine schwache Contraction des Protoplasten, der sich dann auch mit neuer Zellhaut umgeben hat, vor; doch sind das Ausnahmsfälle, die vielleicht auf Spuren von basischen Stoffen (Ammoniak) in der Luft zurückzuführen sind. Die Contraction, welche nach Zugabe von Coffeïn 1 $^0/_{00}$ erfolgt, ist eine allgemeine und viel beträchtlichere. Am besten legt man die Narbe 10—20 Stunden in 1 pro mille wässerige Coffeïnlösung und nimmt dann die Untersuchung vor, da nun die Wirkung vollendet und die Zellhautneubildung deutlich zu sehen ist.

Ausser Coffeïn bringen zahlreiche andere Basen dieselbe Wirkung hervor; nur muss man sich bei starken Basen hüten, dieselben zu concentrirt zu nehmen. Bei Kali und Ammoniak ist 1 pro mille Lösung meist schon zu stark; sie tödtet die Zellen, ehe die Aggregation eingetreten ist oder während sie im Gange ist. Sicherer als die Contraction des ganzen Protoplasten tritt unter diesen Umständen Körnchenausscheidung im Plasmaschlauch ein. Bezüglich dieser

1) Die Fähigkeit, Cellulose abzuscheiden, ist bekanntlich eine Eigenthümlichkeit der äusseren Hautschicht des Pflanzenprotoplasmas.

Körnchenbildung sind auch die sonstigen Epidermiszellen der Narbe zu vergleichen, welche oft schöne Beispiele hierfür liefern. Barythydrat in der Verdünnung 1 : 1000 bewirkt ebenfalls Contraction des ganzen Protoplasten, aber auch nachher baldigen Tod. Natronhydrat 1 : 1000 wirkt ähnlich.

Bisweilen bekommt man bei Anwendung verschiedener der genannten Reagentien und noch anderer Basen Zellen zu Gesicht, welche Contraction und Theilung der Vacuolenwand zeigen; in letzterem Falle erscheint die Zelle mit mehreren gelben Kugeln gefüllt. Die Vacuolenwandcontraction kann hierbei entweder die einzige eingetretene Wirkung sein oder neben Contraction des übrigen Protoplasmas hergehen und dann durch grössere Intensität gegenüber letzterer hervortreten.

Tulipa suaveolens. Wir wählen zur Untersuchung eines der rothen, am Rande gelbgefärbten Blumenblätter und fertigen an den rothgefärbten Stellen Flächenschnitte von der inneren (oberen) Blattseite an. Die mikroskopische Untersuchung eines solchen Schnittes, der zuerst in Wasser gelegt wird, lehrt uns, dass jede Epidermiszelle innerhalb der Zellhaut wandständiges Protoplasma mit Kern besitzt, welches einen grossen Saftraum (Vacuole, Zellsaft) umschliesst; letzterer enthält einen violettrothen Farbstoff in Lösung, im protoplasmatischen Wandbeleg aber sind zahlreiche gelbgrüngefärbte Körner (Chromatophoren) zerstreut. Basische Stoffe, in sehr verdünnter wässeriger Lösung zugegeben, haben hier den Erfolg, dass die Vacuolenwand (innere an die Vacuolenflüssigkeit grenzende Hautschicht) sich stark contrahirt und häufig in zwei bis viele kleine Vacuolen theilt, welche dann als rothe Kugeln im Innern der Zelle liegen. Coffeïnlösung von 1 : 1000 wirkt ziemlich langsam; doch kann man schon nach fünfstündigem Aufenthalt des Schnittes in dieser Lösung einzelne Epidermiszellen finden, deren Vacuolenwand beträchtlich contrahirt und auch getheilt ist, bei den meisten Vacuolen ist die Contraction noch in den Anfängen, tritt aber nach 2—3 tägigem Liegen des Schnittes in Coffeïnlösung so gründlich ein, dass man in denselben meist zahlreiche sehr kleine Theilvacuolen in Form rother Kügelchen vorfindet [1]).

1) Zur bequemen jederzeitigen Beobachtung lässt man den Schnitt einfach unter dem Deckglas auf dem Objectträger liegen und schützt ihn gegen Austrocknen durch Verbringen des Präparates in eine feuchte Kammer.



Barythydrat von 1:1000 oder noch verdünnter bewirkt ebenfalls Contraction der Vacuolenwand; merkwürdiger Weise bleibt das äussere Protoplasma hierbei am Leben, wie aus der lebhaften Strömung hervorgeht, die auch nach 36stündigem Anfenthalt des Schnittes in jener Lösung noch beobachtet werden kann. Dass Zellen, welche bei Anfertigung des Präparates durchschnitten wurden, nichts von den besprochenen Erscheinungen zeigen, braucht nach dem Vorausgegangenen kaum erwähnt zu werden.

Pelargonium zonale. Bei dieser Pflanze sind Stengel, Blattstiele und Blätter mit nach allen Seiten abstehenden etwas steifen, spitzen Haaren von 1—3 mm Länge besetzt. Diese Haare sitzen der Epidermis als Auswüchse der Epidermiszellen auf und zeichnen sich durch eine sehr derbe Zellhaut aus, welcher der Plasmaschlauch als Wandbeleg innerlich anliegt. Gewöhnlich sind 1—2 ziemlich zarte Querscheidewände in ihnen zu entdecken, so dass sie aus 2—3 Zellen zusammengesetzt erscheinen. Zwischen den dickwandigen Haaren stehen viel kleinere Drüsenhaare mit ein- bis mehrzelligem Stiel und einer Kopfzelle, welche im Gegensatz zu jenen Haaren mit einer ziemlich dünnen Wand ausgestattet ist. Das Protoplasma der Kopfzelle erschien mir im lebenden Zustande als den ganzen Innenraum ausfüllend und mit einer grossen Anzahl von kleinen Vacuolen versehen, das der Stielzellen wandständig mit einem einzig grossen Saftraum.

Behandelt man ein Stückchen eines Blattes mit verdünntem Ammoniak, so zeigt sich sehr bald in den Drüsenhaaren und in den Epidermiszellen eine Ausscheidung von Kügelchen, welche nach Art ihrer Entstehung, Ansehen und Reactionen mit den bei Spirogyra beobachteten identisch sind; in den dickwandigen Haaren erscheinen diese Ausscheidungen etwas später und spärlicher. Das behandelte Blattstückchen nimmt ein weissliches undurchsichtiges Aussehen an, jedenfalls weil der aggregirte Zellinhalt das Licht weniger gut durchlässt, als der vorher fast homogene. Momentan kann man die beschriebene Reaction zur Anschauung bringen, wenn man von dem Blattstiel mit dem Rasirmesser einen Streifen Epidermis mit darunter liegendem Parenchym abhebt und diesen mit 1 ‰ Ammoniaklösung behandelt. Die angewandte Lösung dringt dann durch die angeschnittenen Parenchymzellen leicht zu den Epidermiszellen wie den Haaren vor,

während an ganzen Blattstücken das Eindringen schwieriger erfolgt, da die Aussenwand der Epidermiszellen dasselbe hindert. Die dünnwandigen Drüsenhaare nehmen genannte Lösung auch ohne diese Vorsicht rasch auf, so dass Zusammenballung ihres Inhaltes auch an ganzen Blattstücken leicht gesehen werden kann. Ein Versuch mit dem grünen Parenchym des Blattes, von welchem ich einen Streifen herausschnitt und in Coffeïnlösung brachte, belehrte mich alsbald, dass genannte Ausscheidungen auch in diesem zu erzielen seien. Wie Ammoniaklösung, so bewirkte ausser der schon erwähnten wässerigen Coffeïnlösung auch wässerige Kalilösung von 1 : 1000 die Ausscheidung von Eiweisskügelchen aus dem Zellsaft.

Dass diese mit den bei Spirogyra, Drosera und Nepenthes beschriebenen identisch sind, zeigt ihr Verhalten gegen Reagentien. Sie werden mit alkalischer Silberlösung von der Verdünnung 1 : 100 000 tiefschwarz, geben mit der Selbstoxydation überlassener Eisenvitriollösung von der Verdünnung 1 : 1000 Gerbstoffreaction und färben sich mit 1 % Lösung von Ueberosmiumsäure schwarz. Ferner geht dies hervor aus dem Umstande, dass sie in den abgestorbenen Zellen nicht erscheinen und dass im Zusammenhang damit eine 1 ‰ Ammoniaklösung viel günstiger zur Erzielung jener Ausscheidung ist als 1 procentige Lösung; letztere scheint die Zellen eher zu tödten als der Zusammenballungsprocess, der ja ein lebendiger ist, erfolgen kann. An den Kügelchen, die ich mit kaltgesättigter wässeriger Coffeïnlösung zur Ausscheidung brachte, bemerkte ich ferner deutlich jenes Zusammenschmelzen zu grösseren Ballen, das charakteristisch zu sein scheint und von dem fast flüssigen Zustand der Kügelchen Zeugniss ablegt. Dass die Zellen während und nach der Reaction noch am Leben sind, dafür spricht auch hier wiederum die Thatsache, dass man mit zehnprocentiger Salpeterlösung normale Plasmolyse hervorrufen kann, auch wenn hunderte von Kügelchen sich gebildet haben. Gegen die Meinung ferner, dass die hier beobachteten Kugeln nicht durch Ausscheidung von Zellsafteiweiss entständen, wie oben behauptet wurde, sondern durch Contraction und vielfache Theilung des Tonoplasten, lässt sich ausser der directen Beobachtung geltend machen, dass die mit Coffeïnlösung erzielten Kugeln bei nachheriger Behandlung mit Ammoniak keine Ausscheidung im Innern erkennen

lassen. Zu Gunsten der Identität der Kügelchen von Pelargonium mit den Zellsaftausscheidungen bei Spirogyra ist endlich anzuführen, dass beide durch basische Stoffe aller Art hervorgerufen werden können.

Acacia. An einer dornlosen Akazie mit ährenförmigen Blüthenständen und doppelt gefiederten 10—12 jochigen Blättern ergaben mediane Längsschnitte durch die Blüthe bei Einwirkung von 1 pro mille Coffeïnlösung deutliche Aggregation in vielen Zellen. Insbesondere waren es die Epidermiszellen der verschiedenen Blüthenorgane, welche diese Erscheinung in hervorragender Weise zeigten. Die aggregirten Massen wurden mit alkalischer Silberlösung von 1 : 100 000 tiefschwarz; 1 procentige Uebcrosmiumsäure liess einen Gehalt an Fett in denselben erkennen.

Behandelt man abgeschnittene Staubfäden mit 1 pro mille Coffeïnlösung, so zeigt sich bald in der Nähe der Schnittfläche Aggregation, welche theils in der Ausscheidung von Eiweisskugeln aus der Vacuolenflüssigkeit, theils in dem Auftreten von Körnern im Plasma sich kundgibt. Fig. 6 zeigt eine solche Zelle, in welcher das Plasma vorzüglich in der Umgebung der beiden grosse Vacuolen granulirt ist, während zugleich in den Vacuolen Eiweisskugeln zur Ausscheidung gekommen sind[1]). Um diese Vorgänge zu beobachten, nimmt man zweckmässig die unteren Theile der Staubfäden vor, weil dort die Zellmembran ziemlich homogen und durchsichtig ist, während in den oberen Theilen die dort vorhandene Sculptur (bestehend in zahlreichen Querstreifen), eine gewisse Undurchsichtigkeit bedingt.

1 pro mille Ammoniak bewirkt hier auch Aggregation, aber nicht so gut als Coffeïnlösung.

Impatiens Sultani. An dem medianen Längsschnitt durch das obere Ende des Blüthenstieles bemerkt man nach Behandlung mit wässeriger Coffeïnlösung bald überall zerstreute, am Blüthenboden gehäufte, Zellen mit Aggregation. Auch die Oberhaut des Fruchtknotens zeigt zwischen den zahlreichen Rhaphidenzellen solche

---

1) Beachtet man die Entstehung der beiderlei Ausscheidungen, so bemerkt man, dass die der Vacuolenflüssigkeit Anfangs lebhaft hin und her zittern, während die des Plasmas sogleich festsitzen.

mit geballtem Inhalt; die Samenknospen sind von Aggregation nicht ausgenommen.

Nimmt man von der Oberfläche eines etwas älteren Fruchtknotens einen Flächenschnitt und behandelt man diesen mit kalt gesättigter wässeriger Coffeïnlösung, so bemerkt man in den Epidermiszellen bald verschiedene Stufen der Aggregation; die einen zeigen nur Ausscheidung von Eiweisskügelchen aus dem Zellsaft, die anderen zugleich Contraction des Tonoplasten (oder ganzen Plasmaschlauches?), wieder andere ausserdem noch Theilung des letzteren in mehrere grössere und kleinere Schläuche, die zum Theil vollständige Kugelform haben; alle zeigen sich straff gespannt und mit gerundeten Umrissen. Vielfach kann man auch hier das allmähliche Zusammenfliessen der Eiweisskügelchen zu grösseren Kugeln beachten.

Die aggregirten Massen werden mit alkalischer Silberlösung von 1 : 100 000 tief schwarz; 1 procentige Ueberosmiumsäure zeigt durch Schwärzung derselben einen Gehalt an Fett an.

Ammoniaklösung von 1 : 1000 erzeugt ebenfalls Aggregation in in den genannten Zellen.

Melaleuca hypericifolia Sm. Bringt man die rothgefärbten Staubfäden dieser Pflanze in wässerige Coffeïnlösung von der Verdünnung 1 : 1000, so bieten dieselben schon nach kurzer Zeit an den dem abgeschnittenen Ende nahe gelegenen Stellen einen merkwürdigen Anblick unter dem Mikroskope dar; wartet man länger, so gewährt der ganze Staubfaden dasselbe Bild, indem die Coffeïnlösung von der Schnittfläche aus allmählich das ganze Organ durchwandert. Das Innere der in der Längsrichtung der Staubfäden gestreckten Zellen ist mit kleineren und grösseren Kugeln angefüllt, welche allmählich den gesammten Farbstoff des Zellsaftes in sich aufnehmen und dann lebhaft roth gefärbt erscheinen. Fig. 8 stellt eine solche im Zustande fast beendigter Aggregation dar; die anfangs ziemlich kleinen Kügelchen sind zum Theil zu sehr grossen verschmolzen, zum Theil noch in Verschmelzung begriffen.

Die Staubfäden von Eugenia australis DC. und Eugenia Michellii gaben mit 1 pro mille Coffeïnlösung ähnliche Reactionen; nur fehlte dort (wenigstens bei den mir vorliegenden Exemplaren) der rothe Farbstoff im Zellsaft.

Cyclamen europaeum. An den rothgefärbten Epidermiszellen der Blumenblätter tritt mit Coffeïnlösung von 1 : 1000 sogleich Aggregation von dreierlei Art ein: Contraction der Vacuolenwand, Ausscheidung von Eiweisskugeln im Zellsaft und von ebensolchen im wandständigen Plasma. Dass auch letztere da sind, lässt sich an Stellen, wo die Vacuolenwand beträchtlich abgelöst und gegen das Innere der Zelle vorgerückt ist, sehr gut sehen; sie liegen in dem Raum zwischen äusserer Hautschicht des Plasmas und Vacuolenwand in einer ungefärbten Flüssigkeit und sind selbst ohne Farbe. Nach einiger Zeit färben sie sich, indem der gefärbte Zellsaft von innen herausdringt (durch den absterbenden Tonoplasten). Siehe Fig. 7.

Cotyledon coccinea Cav. Macht man einen medianen Längsschnitt durch die Blüthe und legt denselben in wässerige Coffeïnlösung, so tritt alsbald die Aggregation in vielen der nicht angeschnittenen Zellen ein. Die Epidermis sämmtlicher Blüthentheile, des Blüthenbodens, Perianthiums wie der Staubgefässe und Fruchtblätter, zeigt dieselbe in ausgezeichneter Weise; auch die oberflächliche Schicht der Samenknospen ist nicht davon ausgenommen. Aber auch im Innern der genannten Organe finden sich einzelne Zellen und Zellgruppen in nicht geringer Zahl, welche durch ihren geballten Inhalt schon bei schwacher Vergrösserung hervortreten. Die Haare, welche der äusseren Epidermis des Perianthiums aufsitzen und aus mehreren Zellen bestehen, lassen die Ausscheidung von Eiweisskugeln und deren nachträgliches Verschmelzen zu grösseren Kugeln in besonders bequemer Weise erkennen. Die durch Coffeïn zur Ausscheidung gebrachten Kugeln geben die Silberreaction in voller Schärfe und lassen durch ihr Schwarzwerden mit 1% Ueberosmiumsäure eine Beimischung von Fett (Lecithin) sowie mit sehr verdünntem der Selbstoxydation überlassenen Eisenvitriol einen Gehalt an Gerbstoff nachweisen.

An Querschnitten durch eines der kleineren grünen Blätter an der Inflorescenz konnte ich mit 1 pro mille Coffeïnlösung die Aggregation ebenfalls in deutlichster Weise erhalten. Die Epidermiszellen mit den aufsitzenden Haaren, wie auch einzelne darunterliegende Parenchymzellen, zeigten nach kurzer Zeit Ballung des Inhaltes.

Ammoniak von 1 : 1000 ruft die Aggregation ebenfalls hervor; nur kommen die Eiweissballen viel kleiner zur Ausscheidung.

Da die Aggregation bei Cotyledon besonders schön ist, sei hier etwas näher darauf eingegangen. An den mit 1 pro mille Coffeïnlösung behandelten medianen Längsschnitten durch die Blüthen bemerkt man mit schwacher Vergrösserung nach kurzer Zeit, in dem Maasse als die Lösung von der Schnittfläche aus eindringt, ein Dunkelwerden der Epidermiszellen aller Blüthenorgane sowie auch einzelner Zellen im Innern der Organe. Fig. 9 stellt eine Zelle aus dem Innern des Blüthenbodens dar, in welcher der ganze Plasmaschlauch mit runden scharf abgegrenzten Gebilden angefüllt ist. Ihre Rundung tritt bei Betrachtung von oben deutlich hervor; ob dieselbe auch nach der Tiefe rund sind, konnte ich nicht sicher entscheiden; wahrscheinlich sind sie es nicht und stellen also Scheiben dar. Da wo diese Gebilde besonders dicht stehen, drücken sie sich gegenseitig platt und nehmen einen mehr oder weniger regelmässigen 5—6 eckigen Umriss an. Nach kurzer Zeit verschmelzen sie dann, so dass der Plasmaschlauch theils mit grossen Scheiben theils mit Gebilden aller möglichen Verschmelzungsstadien angefüllt ist (Fig. 10). Eine Contraction der Vacuolenwand sah ich hier nicht.

Bequemer kommt man vielleicht zum Ziele, wenn man statt der Blüthen die dicken fleischigen Blätter nimmt, von denen man mit Leichtigkeit Flächen- und Querschnitte anfertigen kann. Am zweckmässigsten hebt man von denselben einen dünnen oberflächlichen Streifen ab, dreht denselben um, damit die zahlreichen, der Epidermis aufsitzende Haare nach unten zu liegen kommen und die Beobachtung weniger erschweren, lässt nun Coffeïnlösung von 1 : 1000 einwirken und beobachtet ohne Säumen die nun auftretenden Veränderungen. Zahlreiche Zellen unmittelbar unter der Epidermis zeigen plötzlich eine Differenzirung ihres plasmatischen Wandbeleges in stärker und weniger stark lichtbrechende Partien; erstere treten bald scharf als runde Stellen hervor und stellen die erwähnten Eiweisskügelchen (beziehungsweise -Scheibchen) des Plasmas dar, welche sich durch die Reaction mit alkalischer Silberlösung von 1 : 100 000 als aus activem Albumin bestehend erweisen.

Nach Behandlung mit Coffeïnlösung kann an den Aggregation zeigenden Zellen durch 5—10 procentige Salpeterlösung Plasmolyse hervorgerufen werden (Fig. 11).

Bei Escheveria gibbiflora, einer ähnlich aussehenden mexicanischen Crassulacee mit unbehaarten Blättern[1]) liegen unter der Blattepidermis (häufig verzweigte) Zellen mit roth gefärbtem Zellsaft, welche auf Zusatz von Coffeïnlösung ganz ähnliche Aggregation zeigen wie die Zellen im Blatt von Cotyledon coccinea; der rothe Farbstoff wird dabei nicht verändert, ein Zeichen, dass auch ohne Neutralisation des Zellsaftes jene Erscheinung eintritt. Sie wird durch Spuren von Coffeïn angeregt, welche nicht ausreichen, den sauren Zellsaft zu neutralisiren. Erst bei längerer Einwirkung der Coffeïnlösung geht die Farbe von roth zu blau über, nachdem die Aggregation längst vollendet ist.

Passiflora. Fertigt man durch die extranuptialen Nectarien von Passiflora, welche gewöhnlich zu mehreren an jedem Blattstiel sitzen, Längsschnitte an und verbringt diese in 1 pro mille Ammoniaklösung, so zeigt die gesammte Epidermis Aggregation. Löst man vom Blattstiel dünne Gewebestreifen ab, so kann man dieselbe Erscheinung noch leichter beobachten, da hierbei das Anschneiden der Zellen mehr vermieden wird. Die gesammte Epidermis des Blattstieles wird mit 1 $^0/_{00}$ Ammoniak sofort trüb von Körnchen, welche mir aber in diesem Falle durchaus dem Zellsaft zu entstammen schienen. Die ursprünglich sehr kleinen Kügelchen verschmelzen rach zu grösseren Kugeln und setzen sich dann rasch zu Boden.

Wurzeln. Schon Ch. Darwin hat gelegentlich seiner Untersuchungen über Drosera bemerkt, dass verdünntes kohlensaures Ammoniak in den Wurzeln derselben ähnliche Ausscheidungen hervorruft wie in den Tentakeln der Blätter. Von Pfeffer wurden dieselben Ausscheidungen auch wiederum ins Auge gefasst, als er Experimente über Stoffaufnahme in lebende Zellen anstellte[2]) und hierbei basische Stoffe, Anilinfarben und auch kohlensaures Ammoniak,

1) Das von mir untersuchte Blatt war ein Blatt von der Inflorescenzachse nahe unter den Blüthen.

2) Untersuchungen aus dem botan. Inst. zu Tübingen. 2. Bd. 2. Heft.

verwandte. Diese riefen kugelige Ausscheidungen im Zellsaft der untersuchten Wurzeln hervor; ausser Droserawurzeln kamen Wurzeln von Azolla caroliniana, Ricinus, Trianea bogotensis, Sarracenia und Pelargonium zur Untersuchung. Pfeffer erkannte dieselben als identisch mit den Ausscheidungen im Zellsaft der Spirogyren und erklärte sie als Niederschläge von gerbsaurem Eiweiss, hervorgerufen durch Neutralisation des sauren Zellsaftes. O. Loew und Verfasser haben gegen diese letztere Auffassung Einspruch erhoben [1]) auf Grund verschiedener Thatsachen. Wir zeigten dass der Zellsaft der Spirogyren nicht sauer reagire, dass der Gerbstoffgehalt nicht wesentlich für jene Körnchen sei, wiesen ferner darauf hin, dass die Ausscheidung nur in lebenden Zellen erfolge, was von gerbsaurem Eiweiss nicht zu begreifen wäre, und machten darauf aufmerksam, dass diese Körnchen alkalische Silberlösung von 1 : 100 000 unter Ausscheidung schwarzen Metalls reduciren, was von gerbsaurem Eiweiss nicht bekannt ist u. s. w. Die Körnchen bestehen nach unserem Dafürhalten aus activem Albumin, dem etwas Gerbstoff und Fett (Lecithin) beigemengt ist.

Verbreitung der zur Aggregation befähigten Zellen.

So gering auch die Zahl der bis jetzt auf Aggregation untersuchten Pflanzen ist, so lässt sich doch in Anbetracht der meinerseits ziemlich willkürlichen Auswahl von Untersuchungsobjecten und der trotzdem grossen Häufigkeit von positiven Resultaten (nur verhältnissmässig wenige der vorgenommenen Pflanzen ergaben in keinem ihrer Theile Aggregation) schliessen, dass die Aggregation eine im Pflanzenreiche weit verbreitete Erscheinung sei. Algen und Phanerogamen der verschiedensten Familien zeigen sie.

Betrachtet man das Auftreten von aggregationsfähigen Zellen nach Organen und Gewebesystemen, so findet wohl keine entschiedene Bevorzugung irgendwelcher Pflanzenorgane hinsichtlich der Aggregationsfähigkeit ihrer Zellen. Wurzeln, Stengel und Blätter scheinen

1) Bot. Ztg. 1887, No. 52.

sie in gleicher Häufigkeit zu besitzen, soweit die bis jetzt gemachten Erfahrungen einen Schluss gestatten. Hingegen kommt unter allen Geweben der Epidermis eine entschieden grössere Befähigung zur Aggregation zu als irgend welchen sonstigen Geweben, was wohl zum Theil mit deren grösserem Eiweissgehalt zusammenhängen mag.

Bei der Untersuchung hierauf ist sehr in Betracht zu ziehen, dass die oberflächliche Zellschicht der meisten Pflanzenorgane Reagentien schwer eindringen lässt, und dass man also die betreffenden Organe immer anschneiden muss, um den Zutritt durch die Schnittfläche zu bewerkstelligen. Man wird dann ein Fortschreiten der Aggregation von der Schnittfläche aus wahrnehmen.

Ursachen der Aggregation.

Ueber die Ursache der Zsammenballung des lebenden Inhaltes von Droserazellen sagt Darwin, dass fast alle Mittel, welche Einbiegung der Tentakel verursachen, auch Aggregation bewirken; doch falle die Aggregation nicht völlig mit der Einbiegung der Tentakel zusammen, da die centralen Tentakel, obwohl sie nicht im geringsten gebogen werden beim Einbringen eines Blattes in eine schwache Lösung von irgend einem Ammoniaksalze, doch Aggregation zeigen; die Ballung sei also nicht das directe Resultat der Einbiegung, auch von der stärkeren Absonderung der Drüsen im gereizten Zustande sei sie unabhängig [1]). Zusammenballung wird nach ihm durch die allerverschiedensten Ursachen erregt: — dadurch dass die Drüsen mehreremale berührt werden — durch den Druck von Stückchen irgend welcher Art — dadurch, dass die Tentakel dicht unter den Drüsen abgeschnitten werden — durch Aufsaugen ver-

1) Mir scheint aber doch ein Zusammenhang zwischen Aggregation einerseits und Biegung der Tentakel sowie Secretion andererseits zu bestehen, allerdings ein gerade entgegengesetzter zu dem von Darwin geleugneten. Biegung und Secretion sind wohl Folge, nicht Ursache, der Aggregation. Die centralen Tentakel biegen sich vielleicht nicht, weil bei ihnen die Zusammenballung auf allen Seiten gleichmässig erfolgt, während sie bei den wandständigen infolge einseitigen Eindringens des Reizmittels auf der Oberseite stärker und rascher erfolgt.



schiedener Flüssigkeiten — durch einen gewissen Grad von Wärme. Das kräftigste Mittel aber, die Zusammenballung zu bewirken, ist nach Darwin die Aufsaugung von kohlensaurem Ammoniak, von dem schon 0,000 482 mgr genügen, um, durch eine Drüse aufgesaugt, in allen Zellen desselben Tentakels Zusammenballung zu verursachen. Ich kann noch hinzufügen, dass freies Ammoniak nicht minder energisch wirkt. Auch andere Ammoniaksalze, wie salpetersaures Ammoniak, bewirken Aggregation, aber (nach Darwin) bei weitem nicht in dem Maasse wie kohlensaures Ammoniak. Schwefelsaures Chinin und Nicotin, ferner citronensaures Strychnin, sowie das Gift der Cobra veranlassen nach Darwin ebenfalls Aggregation in den Droseratentakeln.

Was nun meine Untersuchungen über die Aggregation bei verschiedenen Pflanzen anlangt, so geht daraus hervor, dass ganz allgemein Stoffe von basischer Natur die Aggregation hervorrufen. Ammoniak, kohlensaures Ammoniak, Kali, kohlensaures Kali, Natron, Mono-, Di- und Triaethylamin, Tetraaethylammoniumhydroxyd, Hydrazin, Hydroxylamin[1]), Strychnin, Chinin, Atropin, Veratrin, Chinolin, Coffeïn, Antipyrin, Ortho- und Para-Toluidin, Toluylendiamin veranlassen, in sehr verdünnter wässeriger Auflösung angewandt, bei Spirogyra Aggregation. Coffeïn und Ammoniak wurden von mir ausserdem bei vielen anderen Pflanzen, Strychnin, Chinin, Antipyrin auch bei Drosera, mit positivem Erfolge angewandt. Insbesondere möchte ich das Coffeïn in 1 pro mille wässeriger Auflösung empfehlen zu Studien über Aggregation, da dasselbe die Zellen am wenigsten schädigt. Spirogyren, die ich 12 Stunden in Coffeïnlösung beliess und dann in reines Wasser zurückbrachte, lebten viele Wochen trotz eingetretener Aggregation munter fort und machten die vom Coffeïn bewirkten Veränderungen allmählich wieder rückgängig.

Wenn auch Salze dieser Basen Aggregation bewirken, so mag das vielleicht darauf zurückzuführen sein, dass diese Salze im Protoplasma gespalten werden. Erwähnenswerth ist hierzu auch die Thatsache, dass Salze langsamer und weniger intensiv wirken als die freien Basen.

Ueber Aggregation durch mechanische Ursachen (Berührung mit

---

1) Siehe O. Loew, Pflüger's Archiv, Bd. XXXII, p. 114.

einem festen Körper, Druck . . .) und durch Wärme habe ich bis jetzt keine Beobachtungen gemacht. Doch scheinen diese Mittel nicht in dem Maasse wie bei Drosera auch bei anderen Pflanzen Aggregation zu bewirken; sonst würde eine zufällige Beobachtung hierüber nicht zu vermeiden gewesen sein, da ja z. B. Druck durch Verdunsten des Wassers unter dem Deckglas leicht von selbst zu Stande kommt.

Auch soll nicht behauptet werden, dass basische Stoffe unter allen chemischen Mitteln die einzigen seien, welche Aggregation verursachen, sondern nur, dass sie in ganz hervorragender Weise und insgesammt jene merkwürdigen Vorgänge in lebenden Zellen verursachen. Um ihre Wirkung auf den lebenden Zellinhalt richtig zu erkennen, muss man häufig sehr weit in der Verdünnung gehen. Bei Ammoniak ist die Concentration 1:1000 oft schon zu stark; 1 pro mille Ammoniak schädigt die Zellen der Droseratentakel häufig in kurzer Zeit; Spirogyren gehen gewöhnlich innerhalb weniger Stunden oder manchmal auch sogleich darin zu Grunde. Je verdünnter das Reagens zur Anwendung gebracht wird, desto besser ist es. Einprocentige Lösungen von Kali oder Ammoniak bringen häufig gar keine Aggregation zu Stande, indem der Zellinhalt zu rasch abstirbt.

Verschiedene Arten von Aggregation.

Nach den oben angegebenen Einzelbeobachtungen müssen wir vier Aggregationsfälle unterscheiden: 1. Contraction des ganzen Plasmaschlauches (Crocus vernus), 2. Contraction und Theilung der Vacuolenwand, 3. Ballung des Zellsafteiweisses, d. i. Ausscheidung von Eiweisskügelchen aus dem Zellsaft und nachheriges Verschmelzen derselben zu grösseren Kugeln, 4. Ballung von plasmatischem Eiweiss (Spirogyra, Cotyledon coccinea). Häufig treten zwei oder mehr Aggregationsfälle nebeneinander an derselben Zelle auf, selten ist einer allein.

Bezüglich der in diesen Jahrbüchern (Bd. XIX, Heft 2, p. 217) gegebenen Beschreibung der mit Coffeïn ausgeschiedenen Eiweisskugeln

im Zellsaft von Spirogyra muss hier nachgetragen werden, dass nach meinen jetzigen reichlicheren Erfahrungen jene Kugeln häufiger solid als hohl sind. Aus den soliden Kugeln können sich aber Hohlkugeln durch nachträgliches Auftreten eines Saftraumes im Innern bilden; entstehen solche Safträume in grösserer Zahl in derselben Eiweisskugel, so entstehen Gebilde, welche den in Bd. XIX, Taf. V, Fig. 13 dargestellten ähnlich sehen. Bei anderen Pflanzen habe ich unterdessen häufig solide Kügelchen und Hohlkugeln neben einander in derselben Zelle gesehen mit allen Uebergängen von der ganz homogenen soliden Kugel zur dünnwandigen Blase; schaumige Zwischenzustände sind nicht selten.

Wesen der Aggregation.

So sehr verschieden auch die eben genannten Vorgänge der Aggregation zu sein scheinen, so lassen sie sich doch, wie ich glaube, unter einen Gesichtspunkt bringen; und das ist neben der Uebereinstimmung der aggregirten Massen nach Entstehungsursache, Reactionen u. s. w. ein Hauptgrund, warum ich dieselben trotz anscheinender Verschiedenheit zusammenfasse. Alle genannten Erscheinungen beruhen nämlich wahrscheinlich auf einem Uebergang des im Zustande der Quellung befindlichen Eiweisses der lebenden Zellen in einen dichteren, d. i. wasserärmeren Zustand, hervorgerufen durch Spuren von basischen Stoffen.

Dass das Eiweiss des Zellsaftes nach der Einwirkung der Basen dichter d. i. wasserärmer ist als vorher, geht schon aus Folgendem hervor. Während es zuvor in der ganzen Vacuolenflüssigkeit gleichmässig vertheilt ist, findet es sich nachher nur in den ausgeschiedenen Kugeln, welche zusammen oft nicht den fünften Theil des Saftraumes einnehmen. Versuche, die Kugeln unter dem Deckglas zu zerdrücken, führen ebenfalls zur Annahme einer gesteigerten Dichte, wie auch chemische Reactionen auf jene Eiweissballen durch ihre Intensität zu dieser Ansicht drängen. Bezüglich der Eiweiss-Kugeln und -Scheiben im Plasma lassen sich ähnliche Gründe geltend machen. Nicht zu vergessen ist ferner das optische Verhalten dieser

Kugeln, welche sich von dem umgebenden Medium abheben, wie ein in Wasser liegendes Stärkekorn von dieser Flüssigkeit.

Es dürfte demnach anzunehmen sein, dass diese Kugeln entstehen, indem das protoplasmatische Eiweiss, beziehungsweise das Zellsafteiweiss, durch geringe Mengen basischer Stoffe oder auch mitunter durch mechanische Einwirkungen (Drosera) veranlasst wird, einen Theil des Quellungswassers auszuscheiden und in einen dichteren Zustand überzugehen. Gemäss der Loew'schen Hypothese vom Eiweiss lebender Zellen lässt sich weiter vermuthen, dass diese Verdichtung im Wesentlichen ein Polymerisationsvorgang ist; es bilden sich hierbei grössere Eiweissmolecüle, wodurch der Bedarf an Imbitionswasser sich ändert.

Man könnte glauben, dass die in Rede stehende Kugelbildung ein gewöhnlicher Fällungsvorgang sei; doch spricht dagegen die Thatsache, dass die Kugelbildung um so reichlicher eintritt, je geringer die Concentration der alkalischen Lösung ist. Ammoniak-Lösung 1 : 5000 wirkt günstiger als Lösung 1 : 1000, letztere günstiger als einprocentige. Die untere Grenze der Einwirkung liegt ferner so tief, dass man an eine gewöhnliche Fällung nicht wohl denken kann. Weniger als der zehntausendste Theil eines Milligramms genügt nach Darwin, um in allen Zellen eines Tentakels Aggregation hervorzurufen. Nach meinen Versuchen genügen z. B. zwei Milligramm Ammoniak (gegeben in der Verdünnung 1 : 10 000), um 10 Gramm Spirogyren (nach dem Abtropfen und Absaugen des anhängenden Wassers gewogen) in ihrer ganzen Masse zur Aggregation zu bringen. Schätzungsweise kann man hier annehmen, dass etwa zwei Decigramm Eiweiss durch zwei Milligramm Ammoniak zur Ausscheidung kommen. Wer möchte angesichts dieser Thatsachen glauben, dass die Ausscheidung etwa ähnlich erfolgt, wie die des Eisenhydroxyds aus einer wässerigen Lösung von Eisenchlorid? Pfeffer hat vermuthet, dass die Ausscheidung im Zellsaft erfolge durch Neutralisation des Zellsaftes. Indess reagirt derselbe bei Spirogyra gar nicht sauer; ferner tritt die Ausscheidung schon vor Neutralisation des Zellsaftes bei Primula, Cyclamen etc. ein; weiterhin würde diese Erklärung jedenfalls nicht auf die Eiweisskugeln im Plasma zutreffen, da das Plasma nicht sauer reagirt; endlich wäre in diesem Falle

nicht einzusehen, warum die Reagentien in so ausserordentlich grosser Verdünnung angewendet werden müssen.

Was ferner die Contraction der Vacuolenwand anlangt, so kann diese sicherlich auch durch Annahme einer Verdichtung des protoplasmatischen Eiweisses verstanden werden. Letztere würde in diesem Falle ganz gleichmässig im ganzen Umfang der Vacuolenwand erfolgen; durch Zusammenrücken der kleinsten Theilchen zu einem dichteren und nirgends von grösseren Zwischenräumen durchsetzten Gefüge würde der Schlauch gezwungen werden, sich zu contrahiren.

Bei jenem Verdichtungsvorgang, welcher in dem Auftreten zahlreicher Eiweisskugeln oder -Körnchen im Plasmaschlauch sich kundgiebt (Spirogyra, Cotyledon), muss wohl, da solche granulirte Plasmaschläuche noch der Plasmolyse fähig sind, angenommen werden, dass die äussere Hautschicht intact, d. h. frei von Körnchenbildung bleibt. Leider ist es fast unmöglich, sich darüber durch directe Beobachtung Gewissheit zu verschaffen.

Ueber die biologische Bedeutung der Aggregation wage ich vorläufig keine Meinung auszusprechen, wenn auch schon jetzt vermuthet werden darf, dass die Dichtigkeitszunahme des Zelleneiweisses bei Einwirkung von Spuren alkalischer Stoffe zur Erklärung mancher Lebensphänomene dienen kann.

Schlussbemerkungen.

Wenn man die in Vorstehendem beschriebenen Erscheinungen überblickt, so erregt vor Allem das Eine Verwunderung, dass die Zellen so grosse Veränderungen erfahren können, ohne Schaden zu nehmen und abzusterben. Eine Droserazelle mit zusammengeballtem Inhalt bietet gegenüber der unveränderten Zelle einen sehr fremdartigen Anblick dar; mit Coffeïnlösung behandelte Zellen von Cotyledon sehen wunderlich aus bis zur Unkenntlichkeit; der Plasmaschlauch einer in sehr verdünnter Ammoniaklösung gelegenen Spirogyrenzelle mit seinen Tausenden von kleinen Körnchen und der oft hinzutretenden Dunklung scheint etwas ganz anderes zu sein, als derselbe im ursprünglichen wasserklaren Zustande. Und

doch ist die Zelle dabei lebendig; der Plasmaschlauch erleidet Plasmolyse bei Zusatz von 10procentiger Salpeterlösung, wie wenn nichts geschehen wäre; die gesammten Ausscheidungen werden wieder zur Lösung gebracht, wenn man die Ursache derselben entfernt, so dass nach einiger Zeit der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt ist. Freilich darf die Einwirkung genannter Reagentien nicht zu lange dauern und sollen dieselben nur in ganz geringen Concentrationen zum Angriff kommen; selbstverständlich lässt sich die Grenze der in diesem Sinne erlaubten Concentration nicht allgemein angeben, da die verschiedenen Pflanzenzellen einen höchst verschiedenen Resistenzgrad aufweisen und selbst ein und dasselbe Object in dieser Beziehung äusserst wechselnd ist, je nach dem augenblicklichen Kräftezustand. Spirogyren z. B. können durch schlechte Ernährung und andere Einflüsse so herunter kommen, dass die geringsten Eingriffe, welche sonst keinen nachweisbaren Schaden bewirken, augenblicklichen Tod — erkennbar an dem Zusammenfall des Plasmaschlauches, deutlicher Veränderung des Zellkerns etc. — hervorrufen. Worauf die grössere oder geringere Widerstandsfähigkeit beruht, ist nicht leicht zu sagen. Wie es scheint, hängt die grössere Resistenz mit erhöhtem Gehalt des Protoplasmas an Eiweiss und Fett und Verringerung der Menge des imbibirten Wassers zusammen.

Von Interesse ist ferner der Ort in der Zelle, an welchem die beschriebene Zusammenballung stattfindet. Wenn auch in Vorstehendem die gestellte Frage schon mehrfach erörtert ist, so möchte ich doch nochmal auf die Ergebnisse der Untersuchung bei Spirogyra aufmerksam machen, bei welchem Object ich die betreffende Sache am genauesten verfolgt habe. Die von Vries bei Drosera beobachtete Contraction der Vacuolenwand tritt bei Spirogyra nicht oder nur selten als Folge der Einwirkung sehr verdünnter alkalischer Lösungen ein; sie ist da vielmehr meist nur durch Reagentien zu erreichen, welche stark wasserentziehend wirken wie zehnprocentige Salpeterlösung. Um so schöner ist aber an diesen interessanten Pflänzchen der Process der Ausscheidung von Eiweisskugeln zu verfolgen. Er zeigt sich sowohl im Plasmaschlauch als im sogenannten Zellsaft. Die Zellsaftkügelchen sind leicht als solche zu erkennen, da sie von ihrer Entstehung an frei im Zellsaft schweben und sich bald zu Boden setzen, letzteres insbesondere, wenn die Kügelchen von

Anfang ziemlich gross sind oder durch Zusammenfliessen mehrerer kleiner zu einer grossen an Volumen zugenommen haben. Andere Kügelchen von ganz gleichem Aussehen fallen dadurch auf, dass sie im Moment der Entstehung festzusitzen scheinen, auch nach langem, ruhigen Liegen der Zellen sich nicht zu Boden setzen und immer eine cylindermantelförmige Vertheilung zeigen. Sie weisen sich schon durch genannte Eigenthümlichkeiten als Bestandtheile des Plasmaschlauches aus und können als solche auch noch erkannt werden, indem man etwa nach Einwirkung wässeriger Coffeïnlösung 10procentige Salpeterlösung anwendet. In vielen Zellen wird durch letztere normale Plasmolyse bewirkt, in einigen aber Ablösung des Tonoplasten, d. i. Contraction der Vacuolenwand, welche in Form einer straff gespannten Blase in's Innere der Zelle sich zurückzieht und dabei alle Eiweisskügelchen, welche in der Vacuole waren, mitnimmt. Viele der ursprünglich vorhandenen Kügelchen aber verharren in ihrer Lage am Umfang der Zelle (d. h. an der Innenseite der Zellhaut) und bekunden dadurch deutlich, dass sie ausserhalb der Vacuolenwand entstanden sind und wahrscheinlich Ausscheidungen desjenigen Protoplasmas sind, welches zwischen Vacuolenwand und äusserer Hautschicht eingeschlossen ist. Durch die plötzliche Einwirkung jener grossen Salpetermasse (der 10procentigen Lösung) wird die äussere Hautschicht des Protoplasten abgetödtet, der Tonoplast, d. i. die Vacuolenwand, bleibt lebendig und contrahirt sich in Folge heftiger Wasserentziehung aus der Vacuole. Indem nun die Hautschicht an der Zellwand liegen bleibt, die Vacuolenwand sich von ihr entfernt, wird klar, dass zwischen beiden Eiweisskügelchen liegen, die nur in dem zwischen beiden gelegenen Protoplasma entstanden sein können. Denn der Einwand, dass sie aus Eiweiss entständen, welches vielleicht durch die sich contrahirende Vacuolenwand hindurch aus dem Zellsaft nach aussen tritt, ist dadurch ausgeschlossen, dass sie, wie leicht bei constanter Beobachtung einer einzelnen Zelle gesehen werden kann, schon vorher da sind. Ausserdem ist ja auch kaum denkbar, wie das Eiweiss erst ausgeschieden werden soll, wenn es durch die Vacuolenwand nach aussen gelangt ist, nachdem doch dieselbe Coffeïnlösung auch in der Vacuolenflüssigkeit vorhanden ist, wie aus den reichlichen Eiweisskugeln innerhalb

derselben hervorgeht. Endlich dürfte das Eiweiss nicht im Stande sein, die unverletzte Vacuolenwand zu passiren.

Die sich ballende Substanz ist also bei Spirogyra sowohl Bestandtheil des Cytoplasmas als des Zellsaftes[1]). Sie giebt die bekannten mikrochemischen Eiweissreactionen, wie früher hervorgehoben wurde, und besitzt enormes Silberabscheidungsvermögen; sie vermag sich nicht mehr zu ballen, wenn die Zellen etwa durch Aetherdunst getödtet werden, und verliert diese Eigenschaft wie auch das Reductionsvermögen gewöhnlich mit eintretendem Tode des Protoplasmas[2]). Loew und ich haben für die Substanz von diesem Verhalten den Ausdruck „actives Albumin“ gebraucht; letzteres setzt das Protoplasma zusammen und kommt öfters auch im Zellsaft vor, wie Spirogyren und andere Pflanzenzellen zeigen.

Erwähnenswerth ist ferner, dass der Gehalt des Zellsaftes an Eiweiss bei ein und derselben Zelle ein sehr wechselnder ist, wie aus den verschieden starken Ausscheidungen hervorgeht, die mit kohlensaurem Ammoniak oder Coffeïn darin zu erzielen sind. Mitunter, besonders in Perioden starken Wachsthums und Stoffwechsels, erhält man gar keine Ausscheidungen im Zellsaft, so dass das active Albumin desselben wohl als Reservematerial zum Aufbau des Protoplasmas neuer Zellen angesehen werden darf. Die stärksten Eiweiss-Ausscheidungen im Zellsaft erhielt ich mit genannten Reagentien immer an Spirogyren, die im Spätherbst oder Winter gesammelt wurden; zu dieser Zeit scheint das Albumin wie andere Reservestoffe angesammelt zu werden. Anders verhält es sich mit den Eiweisskügelchen des Plasmaschlauches; sie sind auch an Zellen, die durch Dunkelstellen ausgehungert wurden, zu erhalten, so dass dieses Eiweiss als nie fehlender Bestandtheil erscheint.

Ob das Eiweiss, von welchem die genannten Ausscheidungen herrühren, in der lebenden Zelle wirklich gelöst oder nur im stark gequollenen Zustande vorhanden ist, lässt sich natürlich schwer ent-

---

1) Wie sich das Kernplasma bei dem ganzen Vorgang verhält, bedarf es noch weiterer Untersuchung.

2) Indem das Protoplasma abstirbt, nimmt das Eiweiss meist ganz andere chemische und physikalische Eigenschaften an. Es verliert sein Reductions- und Polymerisationsvermögen, tritt aus dem Zustande der Quellung über in den coagulirten (Tod durch Erhitzen, Säuren etc.).



scheiden. Wenn in Vorstehendem von gelöstem Eiweiss die Rede war, so sollte damit nur gesagt sein, dass dasselbe mit einer verhältnissmässig grossen Menge Wasser gemischt und dem flüssigen Zustand nahe zu sein scheint.

Von besonderem Interesse ist ferner noch an den beschriebenen Vorgängen die ausserordentlich geringe Menge Reagens, welche nöthig ist, um dieselben hervorzurufen. Nach Darwin genügt weniger als der tausendste Theil eines Milligramms von kohlensaurem Ammoniak, um die „Aggregation" des Protoplasmas der Droseratentakel hervorzurufen. Nach meinen eigenen Versuchen genügt eine Ammoniaklösung von 1 : 100 000, um den Spirogyreninhalt zur Zusammenballung zu zwingen. Wie merkwürdig reactionsfähig ist das Eiweiss lebender Zellen! Wie gut passt aber auch dieses Verhalten zu der bekannten Empfindlichkeit des lebenden Protoplasmas, insbesondere auch gewisser thierischer Zellen!

Nicht zu unterschätzen dürfte ferner die Thatsache sein, dass es für den Effect gleichgiltig ist, welche Menge Ammoniak man anwendet. Die Ballung tritt mit gleicher Stärke ein, ob man Lösung 1 : 20 000 oder 1 : 5000 anwendet (ein pro mille oder einprocentige Lösungen sind mitunter schon weniger günstig, weil durch sie der reagirende Stoff schon theilweise jene Umwandlung zu erleiden scheint, welche er auch durch andere Mittel, Zellen zu tödten, erfährt). Wäre die Ballung des Zellinhaltes einer Fällung zu vergleichen, etwa wie aus einer Lösung von Eisenchlorid durch Zusatz von Ammoniak das Eisenhydroxyd ausgefällt wird, so könnte die angewandte Menge für die Reaction nicht gleichgiltig sein. Die in einem Tropfen genannter Lösungen enthaltene Ammoniakmenge ist überhaupt zu gering, als dass dieselbe dnrch chemische Bindung oder sonstige Wechselwirkung das in etwa dem gleichen Volumen eines Pflanzentheiles enthaltene Eiweiss zur Ausfällung bringen könnte. Wir müssen in dem gegebenen Fall wohl hauptsächlich an Contactwirkung denken, wofür ja in der Chemie viele Beispiele bekannt sind. Spuren von Säuren vermögen Aldehyde zur Polymerisation zu veranlassen, bei manchen Aldehyden wirken auch basische Stoffe polymerisirend.

So erleidet der Isovaleraldehyd durch Kali Polymerisation.

Jenes polymerisirte active Eiweiss hat dann noch die Fähigkeit,

mittelst seiner Aldehydgruppen auf die in grösseren Mengen zugeführten Basen zu reagiren und Verbindungen einzugehen, so z. B. mit Hydroxylamin, Ammoniak, Strychnin.

Aus den mitgetheilten Versuchen geht ferner die bemerkenswerthe Thatsache hervor, dass gerade basische Stoffe die „Aggregation“ bei Drosera und die Zusammenballung des Zellinhaltes anderer Pflanzen in ausgezeichnetster Weise bewirken. Ch. Darwin hat den Stickstoffgehalt der einwirkenden Stoffe für wesentlich angesehen. Nachdem aber sehr verdünntes Kali die Erscheinung in ebenso vorzüglicher Weise hervorruft wie Ammoniak, dürfte diese Auffassung nicht mehr haltbar sein. Der Stickstoffgehalt ist wohl nur insofern von Bedeutung, als viele N-haltige Substanzen zu gleicher Zeit basische Eigenschaften besitzen. Besonders lehrreich in dieser Beziehung sind vergleichende Versuche mit isomeren stickstoffhaltigen organischen Körpern, wie Amarin und Hydrobenzamid[1]. Ersteres hat basischen Charakter, letzteres nicht; durch ersteres wird bei Spirogyren starke Körnchenbildung, d. i. Bildung von Eiweisskügelchen verursacht, durch letzteres keine. Wir müssen also auf den basischen Charakter des Stoffes Gewicht legen. Ammoniak wirkt wie Kali durch seinen basischen Charakter, und die ganze Reihe der organischen Basen, seien es nun Alkaloide oder Dimethylamin oder Triaethylamin, bewirken aus demselben Grunde die Zusammenballung des lebenden Inhaltes mancher Pflanzenzellen.

Noch eines merkwürdigen Umstandes muss gedacht werden, das ist der fast constante Gehalt der Eiweisskügelchen an Fett und Gerbstoff. Beides sind bekanntlich Stoffe, welche im Inhalt der Pflanzenzellen ungemein verbreitet sind; das Plasma der die beschriebene Ballung zeigenden Zellen ist meist reich daran. Kein Wunder daher, dass die aus dem Inhalt sich ausscheidenden Kügelchen diese Stoffe auch enthalten; letztere werden bei dem Ausscheidungsvorgang einfach mitgerissen. Wenn nun auch die dem Zellsafteiweiss entstammenden Kügelchen diese Beimengung enthalten, so geht daraus hervor, dass Gerbstoff und Fett (Lecithin)[2] auch in

1) Siehe hierüber: Verf., Einwirkung basischer Stoffe auf das lebende Protoplasma.

2) Das Lecithin ist in [illegible]bar und zu feiner Vertheilung in Wasser befähigt.

der Vacuolenflüssigkeit der betreffenden Zellen neben dem Eiweiss ursprünglich vorhanden waren.

Weniger constant als Fett und Gerbstoff scheint rother Farbstoff in den zur Aggregation befähigten Zellen vorzukommen.

Der verhältnissmässig reichliche Gehalt letzterer an Fett und Gerbstoff, sowie öfters an Farbstoff, dürfte wohl mit deren grossem Eiweissgehalt zusammenhängen. In Zellen, welche viel Eiweiss produciren, scheint auch viel von den bekannten Beimengungsstoffen producirt zu werden.

Erlangen im December 1888.

Figuren-Erklärung.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Zelle aus einem Droseratentakel in Aggregation. Vacuolenwand contrahirt, im Zellsaft Eiweisskugeln ausgeschieden. Vergr. 1 : 400.

Fig. 2. Spirogyrenzelle nach Behandlung mit sehr verdünntem Ammoniak (1 : 10 000) mit 5procentiger Salpeterlösung plasmolysirt. Eiweisskügelchen im Plasmaschlauch. Vergr. 1 : 500.

Fig. 3. Spirogyrenzelle nach Behandlung mit 1 pro mille Coffeïnlösung durch 5procentige Salpeterlösung plasmolysirt. Der ganze Plasmaschlauch abgelöst; Eiweisskugeln in demselben. Vergr. 1 : 500.

Fig. 4. Spirogyrenzelle mit 1 pro mille Coffeïnlösung und dann 10procentiger Salpeterlösung behandelt; nur der Tonoplast abgelöst und in zwei Theile (Zellsaftblasen) getheilt. Eiweisskugeln innerhalb und ausserhalb der Vacuolenwand. Vergr. 1 : 500.

Fig. 5. Epidermiszelle des Blüthenstieles von Primula sinensis. a) Zelle nach dem ersten Eindringen von Coffeïn, b) nach längerer Behandlung mit Coffeïn 1 : 1000 und erfolgter Contraction der Vacuolenwand, sowie Kugelbildung im Zellsaft, c) wie b, aber Vacuolenwand getheilt. Vergr. 1 : 400.

Fig. 6. Epidermiszelle des Staubfadens von Acacia, mit Coffeïn 1 : 1000 behandelt (im optischen Durchschnitt). Vergr. 1 : 1000.

Fig. 7. Epidermiszelle des Blumenblattes von Cyclamen europaeum (von einer rothgefärbten Stelle des petalums entnommen), mit Coffeïn 1 : 1000. Vacuolenwand contrahirt. Eiweisskugeln innerhalb der Vacuole und ausserhalb derselben (im Plasma). Vergr. 1 : 500.

Fig. 8. Staubfadenzelle von Melaleuca hypericifolia im Zustande der Aggregation (durch Coffeïn 1 : 1000 hervorgerufen). Vergr. 1 : 500.

Fig. 9. Zelle aus dem Blatt von Cotyledon coccinea nach Einwirkung von 1 pro mille Coffeïnlösung. Das ganze Plasma zwischen den beiden Hautschichten im Zustand der Aggregation. Vergr. 1 : 500.

Fig. 10. Aehnliche Zelle wie bei 9, nach dem Zusammenfliessen der Eiweissausscheidungen. Vergr. 1 : 500.

Fig. 11. Aehnliche Zelle wie bei 9, plasmolysirt. Vergr. 1 : 500.

Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen.

Von

Friedrich Johow.

Hierzu Tafel XIX—XXII.

In dem XVI. Band dieser Jahrbücher habe ich vor vier Jahren eine Arbeit[1]) über die anatomischen Verhältnisse und die Embryologie chlorophyllfreier Saprophyten veröffentlicht, die ich auf einer 1882 und 1883 ausgeführten Reise nach Venezuela und den kleinen Antillen gesammelt hatte. Die erhaltenen Resultate, welche in dem Nachweis zahlreicher, jenen Pflanzen eigenthümlicher Anomalien und Anpassungserscheinungen bestanden, liessen es mir nun lohnend erscheinen, die Untersuchung auf eine Reihe anderer, bisher wenig gekannter Humuspflanzen auszudehnen und mit Benutzung der vorhandenen Arbeiten über die bei uns einheimischen Arten den Versuch zu machen, die ganze Gruppe der chlorophyllfreien Saprophyten nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Charakteren vergleichend darzustellen.

In den Besitz des hierzu erforderlichen Materials an exotischen Arten gelangte ich durch die Güte der Herren Dr. H. Schenck in Bonn, sowie Dr. Schwacke und Dr. Ule in Rio de Janeiro.

---

1) Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. Pringsheim's Jahrb. XVI, p. 445 ff., Taf. XVI—XVIII.

Ersterer war so gefällig, während seiner Reise in Brasilien in den Jahren 1886 und 1887 von allen ihm begegnenden Saprophyten Alkoholmaterial für mich einzulegen. Letztere sandten nach der Rückkehr des Herrn Dr. Schenck nach Bonn an diesen theils trockene, theils in Alkohol conservirte Exemplare von Arten, die sie und ein Herr J. T. de Moura in der Umgegend von Rio de Janeiro gesammelt hatten. Allen genannten Herren sage ich für ihre freundlichen Bemühungen an dieser Stelle meinen besten Dank. Solchen wünsche ich auch Herrn Prof. Peter in Göttingen auszudrücken, welcher die Güte hatte, mir das ziemlich reichhaltige Burmanniaceen-Material des Griesebach'schen Herbariums behufs Bestimmung meiner Arten zur Verfügung zu stellen.

I. Zur Systematik und Nomenclatur der neu untersuchten Arten.

Es liegen mir von brasilianischen Saprophyten folgende Arten vor:

1. Zwei Orchidaceen, deren eine von Dr. Schenck „im Walde am Corcovado bei Rio de Janeiro" gefunden wurde und welche identisch oder sehr nahe verwandt ist mit der von mir auf Dominica gesammelten Wullschlaegelia aphylla Rchbch. fil.[1]). Einen Unterschied zwischen den brasilianischen und westindischen Exemplaren könnte man höchstens darin finden, dass bei ersteren die Wurzeln nicht so ausgeprägt rübenförmig wie bei letzteren, sondern mehr peitschenförmig gestaltet sind; doch ist diese Abweichung wohl lediglich auf Standortsverhältnisse zurückzuführen. — Die andere von Dr. Schenck und später von Herrn J. T. de Moura bei Theresopolis in der Serra dos Orgãos gesammelte Art gehört zu der von Reichenbach fil.[2]) und Warming[3]) beschriebenen Gattung Pogoniopsis und ist entweder P. Nidus avis, oder eine neue, nahe verwandte Art der

1) Eine Habitusabbildung dieser Pflanze habe ich in meiner citirten Arbeit, Taf. XVI, Fig. 4, gegeben.

2) Otia botanica Hamburgensia, fasc. II, p. 1, Hamburg 1881.

3) Symbolae ad floram Brasiliae centralis cognoscendam. Part. XXX. Orchideae II. Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjobenhavn 1884, p. 860, tab. IX, f. 1.



Gattung; die mir vorliegenden Exemplare haben eine gedrehte Blüthenspindel, wie sie für die übrigens unvollkommen charakterisirte Reichenbach'sche Art nicht angegeben wird, zeigen aber sonst den gleichen Bau wie die letztere. Um nicht Gefahr zu laufen, fälschlich eine neue Art zu beschreiben, will ich die Pflanze im Folgenden einfach als Pogoniopsis bezeichnen (vergl. Tafel XIX, Fig. 5).

2. Vier Burmanniaceen: Gymnosiphon refractus Benth. (Cymbocarpa refracta Miers), von Dr. Schenck auf dem Corcovado (Taf. XIX, Fig. 3), Gymnosiphon tenellus Benth. (Ptychomeria tenella Miers) ebendaselbst von Dr. Ule gesammelt, ferner Dictyostegia orobanchioides Miers, welche Herr J. T. de Moura in der Serra dos Orgãos fand (Taf. XIX, Fig. 4), und endlich Burmannia capitata Mart., eine von Dr. Schenck „auf einem Sandboden in der Restinga[1]) do Boa Viagem bei Pernambuco“ gesammelte grüne und vielleicht nicht saprophytische Art, die es mir aber wünschenswerth erschien, zum Vergleich mit den chlorophyllfreien Vertretern der Familie heranzuziehen Taf. XIX, Fig. 2).

Bei dieser Gelegenheit sei es mir gestattet, einen Irrthum zu berichtigen, den ich, verführt durch die unvollständigen Angaben in Grisebach's Flora of the British West-Indian Islands, in meiner oben citirten Arbeit hinsichtlich der Benennung einer Art begangen habe. Ich habe nämlich daselbst unter dem Namen Burmannia capitata Mart. eine chlorophyllfreie Pflanze abgehandelt, die, wie sich jetzt bei genauerem Vergleich von Herbarmaterial herausstellt, gar nicht der Gattung Burmannia angehört, sondern eine bisher nicht beschriebene Species von Gymnosiphon ist. Es folgt hier die Charakteristik der Pflanze:

Gymnosiphon trinitatis spec. nov.

Herbula tenerrima lilacina rhizomate brevi squamigero radicibus filiformibus elongatis glabris, caule erecto simplici vix tripollicari filiformi rigidulo inferne flexuoso, foliis omnibus ad squamulas mem-

1) So nennt man in Brasilien die sandigen Striche Landes längs der Küste, welche unmittelbar an den eigentlichen Strand grenzen und mit einer charakteristischen, einigermaassen an die Maquis der Mittelmeerküste erinnernden Vegetation bekleidet sind.

branaceas acuminatas cauli concolores reductis. Flores in cyma terminali bifida in umbellam vel capitulum contracta pedicellis brevibus erecto-patentibus, bracteis duabus oblongis acuminatis squamis caulinis multo majoribus. Perianthii tubus elongatus medio paullum constrictus limbi segmentis exterioribus tribus ovatis acuminatis integerrimis flavescentibus, interioribus nullis. Stamina tria ad faucem tubi affixa filamentis brevibus, antheris bilocularibus inappendiculatis transversim dehiscentibus. Ovarium uniloculare placentis tribus parietalibus, stylo perianthio incluso apice in lobos tres incrassatos vertice stigmatosos diviso. Capsula turbinata. Semina minima numerosa subglobosa testa appressa exappendiculata.

Crescit supra ligna putrida et inter folia emortua in silvis montium septentrionalium insulae Trinitatis. Legi Februario anni 1883. Figura 2 tabulae XVI opusculi nostri supra citati sub nomine falso Burmanniae capitatae.

3. Eine neue Triuriacee der Gattung Sciaphila, von Dr. Schenck und Dr. Schwacke auf dem Corcovado gesammelt. Zu Ehren des letzteren Herrn, der auch neuerdings die Güte hatte, mir einiges Ergänzungsmaterial aus dem Herbarium in Rio de Janeiro zukommen zu lassen, sei die Pflanze Sciaphila Schwackeana genannt.

Sciaphila (Eusciaphila) Schwackeana spec. nov.

Herba violacea spithamea rhizomate repente filiformi subramoso albido squamigero, radicibus filiformibus elongatis flexuosis piliferis, caule erecto simplici filiformi rigidulo flexuoso superne racemoso-secundifloro, foliis bracteisque minimis squamiformibus membranaceis acuminatis arrectis. Flores monoeci erecti perianthii laciniis sex aequalibus ovato-lanceolatis acuminatis apice penicilliformibus demum reflexis, pedicellis bracteas multo superantibus. Antherae tres sessiles rimis transversis singularibus dehiscentes. Ovaria numerosa in receptaculo hemisphaerico dense congesta supra papillosa stylis ventralibus apice penicilliformibus. Staminodia stylodiaque nulla.

Crescit in silva montis Corcovado prope Rio de Janeiro. Legerunt Dr. H. Schenck Martio anni 1887, Dr. Schwacke identidem. Figura 6 tabulae nostrae XIX.

4. Zwei Gentianaceen, beide der Gattung Voyria angehörig, die eine, V. obconica Prog. (Taf. XIX, Fig. 1), von Dr. Ule bei Rio de Janeiro, die andere, V. uniflora Lam. (V. aphylla Guild.), in der Restinga de Copacabana von Dr. Schwacke gesammelt. Letztere Art ist dieselbe, welche ich auf der Insel Dominica in reichlicher Menge gefunden habe. Erstere war bisher nur aus dem äquatorialen Brasilien bekannt, wo sie Riedel[1]) sammelte.

II. Uebersicht der bekannten Holosaprophyten. Geographische Verbreitung. Litteratur.

Ueberblicken wir die Gesammtheit der bisher beschriebenen Holosaprophyten — unter diesem Namen können wir die chlorophyllfreien Humusbewohner im Gegensatze zu den grünen Hemisaprophyten begrüssen —, so finden wir, dass dieselben fünf verschiedenen Familien angehören, nämlich den monocotylen Orchidaceen, Burmanniaceen und Triuriaceen und den dicotylen Ericaceen (im weitesten Sinne) und Gentianaceen. Bemerkenswerth ist, dass alle chlorophyllfreien Monocotylen, soweit bekannt, Saprophyten sind und dass kein einziger, auch kein grüner Vertreter dieser Klasse, eine parasitische Lebensweise führt[2]).

In der Familie der Orchidaceen, deren Vertreter vielleicht durchweg mehr oder minder saprophytisch leben[3]), sind es die

1) Nach Flora Bras. VI, 1, p. 221.

2) Von der Polygalacee Epirhizanthes (C. L. Blume in Flora 1825, p. 133) ist es noch ungewiss, ob sie saprophytisch oder parasitisch lebt. Für letzteres spräche, wenn sie sich bestätigen sollte, die Vermuthung W. Focke's, dass unsere einheimischen Polygala-Arten Wurzelparasiten seien (Abhandl. d. Naturh. Ver. zu Bremen IV, 1875, p. 281). Meine eigenen Bemühungen, bei Polygala vulgaris parasitische Verbindungen des Wurzelsystems mit anderen Pflanzen aufzufinden, waren jedoch erfolglos (vergl. auch Graf zu Solms-Laubach, Ueber den Bau u. die Entwickelung parasit. Phanerogamen. Pringsheims Jahrb. VI, p. 521).

3) Vergl. hierüber u. A. Reinke, Zur Kenntniss der Rhizome von Corallorhiza und Epipogon (Flora 1873, p. 32 ff. des Sep.-Abdr.) und Arthur Meyer, Ueber die Knollen der einheimischen Orchideen (Archiv d. Pharmacie, Bd. 24, 1886, p. 3 des Sep.-Abdr.).

Gattungen[1]) Corallorhiza, Hexalectris, Pachystoma, Galeola, Wullschlaegelia, Neottia, Spiranthes, Lecanorchis, Aphyllorchis, Stereosandra, Pogonia, Pogoniopsis, Leucorchis, Gartrodia, Yoania, Epipogum und Limodorum, aus denen chlorophyllfreie oder fast chlorophyllfreie Arten beschrieben sind, und zwar bestehen alle genannten Gattungen mit Abzug von Corallorhiza, welche auch unbeblätterte grüne, sowie Pachystoma, Pogonia und Spiranthes, welche auch normal belaubte Arten aufweisen, ausschliesslich aus chlorophyllfreien Formen. Unbeblätterte Arten, von denen ich aber nicht anzugeben vermag, ob sie grün oder chlorophyllfrei sind, enthalten ferner neben belaubten Arten die Gattungen Bletia, Dipodium, Prasophyllum, Caladonia, Cephalanthera und Disa[2]).

Unter den Burmanniaceen weist die Gattung Burmannia sowohl chlorophyllfreie als grüne (und zwar beblätterte und unbeblätterte grüne) Arten auf, die übrigen Genera, nämlich Campylosiphon, Gymnosiphon, Dictyostegia, Apteria, Thismia, Bagnisia, Geomitra, Corsia und Arachnites sind in allen ihren Arten chlorophyllfrei.

Durchweg holosaprophytisch ist die Familie der Triuriaceen, die aus den beiden Gattungen Triuris und Sciaphila sich zusammensetzt.

Von den Ericaceen sind wahrscheinlich alle zu der Gruppe der Monotropeen (nach Bentham und Hooker) gehörigen Arten, nämlich die Gattungen Pterospora, Sarcodes, Schweinitzia, Newberrya, Allotropa, Monotropa, Hypopithys, Cheilotheca und Pleuricospora[3]), ferner aus der Gruppe der Piroleen (im engeren Sinne) Pirola

1) Umgrenzung und Benennungen der Gattungen im Folgenden stets nach Bentham und Hooker, Genera plantarum.

2) Die gleichfalls unbeblätterten Aeranthus, Taeniophyllum, Dendrophylax- und Campylocentron-Arten leben nicht saprophytisch, sondern assimiliren mittelst ihrer grünen Luftwurzeln, welche physiologisch völlig die Stelle der Laubblätter vertreten.

3) Dass unsere Hypopithys stets saprophytisch, nicht, wie man früher glaubte, parasitisch oder bald saprophytisch, bald parasitisch (Drude) vegetirt, kann durch Kamienski's Untersuchungen als definitiv nachgewiesen gelten. Für die übrigen Monotropeen fehlt es bisher an einem solchen Nachweise, doch spricht für deren Saprophytismus einmal die Analogie mit Hypopithys, und dann die Gestalt ihrer Wurzelsysteme, welche gerade die für die Humusbewohner in erster Linie charakteristische ist (vergleiche über letzteren Punkt weiter unten, sowie Bentham und Hooker, Genera plantarum II, p. 604—608).

aphylla holosaprophytisch, während bekanntlich zahlreiche andere Gattungen der Familie zu den grünen Humusbewohnern zählen.

Die Gentianaceen endlich weisen in den Arten der Gattungen Voyria, Voyriella, Bartonia und Cotylanthera holosaprophytische Formen, in der Gattung Obolaria fast chlorophyllfreie Humusbewohner auf.

Im Ganzen sind etwa aus 43 phanerogamischen Gattungen holosaprophytische Arten bekannt; die Zahl der letzteren beläuft sich auf ca. 160[1]).

Was die geographische Vertheilung dieser Arten anbetrifft, so ist das Wichtigste hierüber aus der nachstehenden Tabelle zu ersehen. Bemerkenswerth erscheint der Saprophytenreichthum der amerikanischen und asiatischen Tropenländer, welche zusammen über zwei Drittel der bekannten Arten stellen. Zwei Familien, nämlich die Burmanniaceen und Triuriaceen, sind, wenn man von zwei afrika-

---

1) Die Zahl der hemisaprophytischen Phanerogamen auch nur annähernd zu bestimmen ist gänzlich unmöglich, da wir bezüglich des Ernährungsmodus grüner Humusbewohner vor der Hand wesentlich auf Vermuthungen angewiesen sind, die sich theils auf das natürliche Vorkommen, theils auf gewisse Analogien des Baues mit den Holosaprophyten gründen (vergl. Graf zu Solms-Laubach, Pringsheim's Jahrb. Bd. VI, p. 517). Mit einiger Wahrscheinlichkeit dürften ausser den schon genannten Formen nach Kerner (Pflanzenleben, I. Bd., p. 92—105, Leipzig 1887) folgende Phanerogamen zu den Hemisaprophyten zu zählen sein: Agrostis alpina, Nardus stricta, Eriophorum vaginatum, Carex curvula, Juncus trifidus, Trientalis europaea, Tofieldia borealis, Dorstenia-Arten, Anemone alpina, Dentaria bulbifera, digitata u. eneaphyllos, Viola alpina, Polygala-Arten, Silene Pumilio, Meum Mutellina, Begonia-, Cereus- u. Rhipsalis-Arten, Circaea alpina, Bartsia alpina, Galium rotundifolium, Linnaea borealis, Campanula alpina, Primula glutinosa, Soldanella pusilla, Gentiana Rhaetica, Bavarica, nivalis, prostrata, glacialis, nana, Lomatogonium Carinthiacum, Arnica montana, Valeriana Celtica.

Eine sehr merkwürdige und durch ihren Ernährungsmodus vereinzelt dastehende Gruppe grüner Saprophyten sind nach L. Koch („Ueber die directe Ausnutzung vegetabilischer Reste durch chlorophyllhaltige Pflanzen", Ber. d. deutschen bot. Ges. 1887, p. 350 ff.) unter den früher allgemein sämmtlich für parasitisch gehaltenen Rhinantheen gewisse Arten von Melampyrum. Dieselben eignen sich nämlich die organischen Stoffe des Bodens mittelst besonderer, den Haustorien echter Schmarotzerpflanzen ganz analog gebauter Saugorgane an, welche sie in verwesende Blätter, Holzstückchen u. dergl. hineinsenden. Ob dies die gewöhnliche Art ist, wie die genannten Pflanzen sich ernähren, oder ob dieselben nicht doch vielleicht Parasiten sind, die nur gelegentlich auch mit todten Stoffen vorlieb nehmen, scheint mir noch nicht völlig ausgemacht.

nischen und je einer in Asien bis zum Himalaya und in Amerika bis Florida reichenden Art absieht, ausschliesslich jenen Ländern eigenthümlich. Sehr spärlich sind die Saphrophyten in Afrika und Australien vertreten, was wohl mit dem im Allgemeinen trockenen Klima dieser Erdtheile zusammenhängt. In den gemässigten Ländern der nördlichen Hemisphäre finden sich von Saprophyten fast nur Orchidaceen und Monotropeen. Letztere Familie ist besonders für Nordamerika charakteristisch; denn mit alleiniger Ausnahme von Cheilotheca kommen alle Arten daselbst vor und nur zwei bis drei sind ausserdem auch in der alten Welt zu finden. Aus dem antarktischen Südamerika ist eine Humuspflanze, die Burmanniacee Arachnites, bekannt. Die kalte Zone beider Hemisphären beherbergt keinen einzigen Saprophyten.

Uebersicht
der geographischen Vertheilung der Saprophyten.

Nr.	Gattung	Zahl der bekannten holosaprophytischen Arten	Von diesen kommen vor in: Europa und dem extratrop. Asien	Nord-Amerika	Australien, Neu-Seeland und Neucaledonien	dem antarktischen Amerika	zusammen in den gemässigten Ländern	dem tropischen Asien	dem tropischen Afrika	dem tropischen Amerika	zusammen in den Tropen
	A. Orchidaceae										
1.	Corallorhiza	12	3?	9?			12				
2.	Hexalectris	1		1			1				
3.	Pachystoma	8						8			8
4.	Galeola	12	2?		2		4?	8?			8?
5.	Wullschlaegelia	2								2	2
6.	Neottia	3	2	1			3				
7.	Spiranthes	8?								?	?
8.	Lecanorchis	2	1				1	1			1
9.	Aphyllorchis	5						5			5
10.	Stereosandra	1						1			1
11.	Pogonia	1								1	1
12.	Pogoniopsis	1								1	1
13.	Leucorchis	2–3						2–3			2–3

Nr.	Gattung	Zahl der bekannten holosaprophytischen Arten	Von diesen kommen vor in: Europa und dem extratrop. Asien	Nord-Amerika	Australien, Neu-Seeland und Neucaledonien	dem antarktischen Amerika	zusammen in den gemässigten Ländern	dem tropischen Asien	dem tropischen Afrika	dem tropischen Amerika	zusammen in den Tropen
14.	Gastrodia	7	1?		2		3?	4?			4?
15.	Yoania	1	1				1				
16.	Epipogum	2	1	1	1		2	1	1		2
17.	Limodorum	1	1				1				
	B. Burmanniaceae										
18.	Burmannia	9	2				2	7			7
19.	Campylosiphon	1								1	1
20.	Gymnosiphon	13						3	1	9	13
21.	Dictyostegia	5							1	4	5
22.	Apteria	1		1			1			1	1
23.	Thismia	8						6		2	8
24.	Bagnisia	1						1			1
25.	Geomitra	2						2			2
26.	Corsia	1						1			1
27.	Arachnites	1				1	1				
	C. Triuriaceae										
28.	Triuris	2								2	2
29.	Sciaphila	17						6		11	17
	D. Piroleae										
30.	Pirola	1		1			1				
	E. Monotropeae										
31.	Pterospora	1		1			1				
32.	Sarcodes	1		1			1				
33.	Schweinitzia	1		1			1				
34.	Newberrya	1		1			1				
35.	Allotropa	1		1			1				
36	Monotropa	1—2	1—2	1—2			1—2				
37.	Hypopithys	1—2	1—2	1—2			1—2				
38.	Cheilotheca	1						1			1
39.	Pleuricospora	1		1			1				
	F. Gentianaceae										
40.	Voyria	16							1	15	16
41.	Voyriella	1								1	1
42.	Bartonia	2		2			2				
43.	Cotylanthera	2						2			2
		ca. 162	ca. 17	ca. 25	5	1	ca. 44	ca. 59	4	ca. 55	ca. 121

Von den zahlreichen in der Tabelle angeführten Saprophyten ist nun bisher erst eine sehr kleine Anzahl auf ihre biologischen und anatomischen Verhältnisse hin untersucht worden, nämlich ausser wenigen in Europa heimischen Formen (Hypopithys hypophegea, Neottia Nidus avis, Epipogum aphyllum und Corallorhiza innata)[1]) nur die westindischen Arten Voyria trinitatis, uniflora und tenella, Wullschlaegelia aphylla, Apteria setacea und Gymnosiphon trinitatis[2]), sowie eine brasilianische, von Warming gesammelte und von Poulsen[3]) beschriebene Species von Sciaphila[4]).

Von den übrigen Saprophyten besitzen wir nur systematische Beschreibungen, zum Theil indessen mit guten Abbildungen, aus denen sich Einiges, was biologisches Interesse bietet, entnehmen lässt[5]).

---

1) Th. Irmisch, Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen, Leipzig 1853 (Neottia, Epipogum, Corallorhiza). — H. Schacht, Zur Entwickelungsgeschichte der Monotropa Hypopithys, in Beitr. zur Anat. und Phys. der Gewächse, Berlin 1854, p. 54, Taf. V. — O. Drude, Die Biologie von Monotropa Hypopithys L. und Neottia Nidus avis L. Gekrönte Preisschrift, Göttingen 1873, mit 4 Tafeln. — Fr. Kamienski, Les organes végétatifs du Monotropa Hypopithys L. Extr. Mém. soc. nat. Sc. natur. et math. Cherbourg, XXIV, 1882, mit Tafeln. — J. Reinke, Zur Kenntniss des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon. Flora 1873, p. 145 ff. (vergl. auch Sitz.-Ber. Niederrhein. Ges. Nat.- und Heilk. Bonn, Sitzung vom 17. Febr. 1873).

2) Fr. Johow, l. c.

3) Bidrag til Triuridaceernes Naturhistorie. Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjobenh. 1886, p. 161 ff., tab. XII—XIV.

4) Von den in Chatin's Anatomie comparée des végétaux enthaltenen zahlreichen Angaben über saprophytische Pflanzen können wir wohl gänzlich absehen, da sie jedenfalls ebenso falsch sind wie alles Uebrige, was in dem Buche behauptet und abgebildet ist.

5) C. L. Blume, Rumphia, vol. I, p. 199 und 200, tab. 69, 70 u. 200 B, 1835 (Galeola javanica und altissima). — Ders., Flora Javae I, Leiden 1858, tab. 6 (Hexalectris), 10 (Stereosandra und Pachystoma), 13 (Aphyllorchis), 52 u. 53 (Gastrodia und Epipogum nutans), 62 und 63 (Lecanorchis). — St. Endlicher, Iconographia generum plantarum, tab. 5, 1838 (Gastrodia sesamoides). — H. Falconer in Transact. Linn. Soc. XX, p. 293 ff., tab. 13, 1851 (Gastrodia orobanchioides). — J. Miers, Description of a new genus of plants from Brazil. Transact. Linn. Soc. XIX, 1845, p. 77 ff., tab. 7 (Triuris hyalina). — Ders., On the family of Triuriaceae. Ebenda XXI, 1855, p. 43 ff., tab. 6 u. 7 (Sciaphila erubescens, picta, maculata, Spruceana und ianthina). — G. Gardner, Description of Peltophyllum etc. Ebenda XIX, 1845, p. 155 ff., tab. 15 (Triuris lutea). — J. Miers, On some new Brasilian plants allied to the natural order Burmanniaceae.

III. Beschaffenheit der Standorte.

Die Standorte der phanerogamischen Saprophyten[1]) sind in erster Linie feuchte und schattige Wälder, deren Boden reichlich mit verwesendem Laub oder moderndem Holz bedeckt ist. Einige Orchidaceen (wie Pogonia pusilla nach Warming)[2]) und Burmanniaceen (z. B. Dictyostegia orobanchioides nach Grisebach)[3]) wachsen indessen gleich den grünen Ophrydeen auch auf humusreichen, feuchten Savannen, und unsere Hypopithys ist ausnahmsweise sogar auf grasreichen Plätzen der Sanddünen gefunden worden[4]). Besonders reich an Saprophyten, nicht allein der Arten-, sondern auch der Individuenzahl nach, sind die Urwälder des malayischen

---

Ebenda XVIII, 1841, p. 535 ff., tab. 37 u. 38 (Burmannia-Arten, Gymnosiphon refractus, Apteria lilacina). — Ders., On a new genus of plants of the family of Burmanniaceae. Ebenda XX, 1851, p. 373 ff., tab. 15 (Thismia Macahensis). — Ders., On Myostoma, a new genus of the Burmanniaceae. Ebenda XXV, 1866, p. 461 ff., tab. 57 (Thismia hyalina). — W. Griffith, On the root-parasites etc. Ebenda XIX, 1845, p. 303 ff., tab. 39 (Thismia Brunonis). — A. Schnizlein, Iconographia I, tab. 57 Suppl. (Triuriaceen), tab. 60 (Burmanniaceen). — H. Karsten, Ueber die Stellung einiger Familien parasitischer Pflanzen im natürlichen System. I. Über den Bau und die Verwandtschaft der Familie der Burmanniaceen. Verh. Kais. Leop. Carol. Ak. Naturf. XXVI, 2, 1877, p. 881 ff., tab. 61 u. 62 (Gymnosiphon suaveolens, Dictyostegia pectinata u. campanulata). — O. Beccari, Malesia I, p. 238, tab. 9 (Corsia), p. 240 ff., tab. 13 u. 14 (Gymnosiphon Bornaense u. Papuanum, Burmannia tuberosa, tridendata u. a.), p. 249, tab. 12 (Bagnisia), p. 250, tab. 10 u. 11 (Geomitra, Thismia-Arten). — Philippi in Verh. Zool. Bot. Ges. Wien XV, 1865, p. 517 ff., tab. 12 (Arachnites). — A. Progel in Martius' Flora Brasil. VI, 1, 1865, p. 219 ff., tab. 60—62 (Voyria-Arten, Voyriella). — A. Gray in Journ. of the Linn. Soc. XI, 1871, p. 22 (Cotylanthera). — G. A. Chatin, Anatomie comparée. Plantes parasites, tab. 50 (Monotropa uniflora), 51 (Hypopithys lanuginosa), 52 u. 53 (H. multiflora), 54 (Schweinitzia), 55 (Sarcodes). — E. Warming, Symbolae ad floram Brasiliae centralis cognoscendam, Part. 29 u. 30. Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjobenhavn, 1884, p. 841 ff. (Pogonia pusilla, Pogoniopsis, Spiranthes-Arten). — A. Engler in „Natürl. Pflanzenfam.", 21. Lief., 1888, p. 44 ff. (Burmanniaceen). — E. Pfitzer, ebenda, 22. Lief., 1888, p. 52 ff. (Orchidaceen). — A. Engler, ebenda, II. Theil, 1. Abth., p. 235—238, 1889 (Triuriaceae).

1) Wenn im Folgenden der Ausdruck „Saprophyten" gebraucht wird, so sollen darunter, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, immer die Holosaprophyten incl. der blattlosen, chlorophyllarmen Formen verstanden werden.

2) l. c. p. 860.

3) Flora of the British West-Indian Islands, London 1864.

4) Nach Röhling's „Deutschlands Flora" III, p. 92.

Archipels und des aequatorialen Südamerika; hier erscheinen jene Gewächse gleichsam als die pflanzengeographischen Vertreter der Schwämme, welche im Vergleich zu unseren Wäldern in den Tropen nur spärlich entwickelt sind [1]. Wie massenhaft u. A. in manchen Theilen Brasiliens die Triuriaceen, Burmanniaceen und Voyria-Arten vertreten sind, kann man daraus ersehen, dass nach Spruce [2] die im Gebiet des Rio Negro und seiner Nebenflüsse wohnenden Indianer eine besondere Bezeichnung für sie haben [3]. Ich selbst war in West-Indien ganz erstaunt über die Individuenzahl, in der z. B. Apteria setacea und Wullschlaegelia aphylla in den Wäldern zu finden waren.

In Bezug auf die Wahl des Substrats verhalten sich die einzelnen Arten der Humusbewohner ziemlich verschieden. Die meisten gedeihen nur in lockerer und feuchter, mit modernden Blättern untermischter Erde (so unsere Hypopithys, viele Triuriaceen und die Mehrzahl der Orchidaceen). Von Epipogum aphyllum, Corallorhiza innata und Neottia Nidus avis ist es aber bekannt, dass sie auch in einem thonigen Boden gedeihen, „in welchem keine verwesenden Pflanzentheile hervortreten, der dagegen reichlich durchtränkt ist mit einer Lösung, welche durch die in Verwesung begriffene Laubdecke hindurchsickerte“ [4]. Das Gleiche gilt von Voyria trinitatis auf Trinidad, deren spröde und zerbrechliche Rhizomtheile und Wurzeln ich so fest mit dem Boden verwachsen fand, dass sie sich nur bei grösster Sorgfalt unversehrt herauslösen liessen.

Manche Burmanniaceen (z. B. Apteria setacea und Gymnosiphon trinitatis in West-Indien) und Voyria-Arten (z. B. V. tenella auf Trinidad, V. Spruceana in Brasilien) [5] wachsen ferner nicht allein

---

1) Wenigstens gilt dies für die Wälder der Ebene. In den Bergwäldern, welche ein kühleres, den Pilzen mehr zusagendes Klima besitzen, mögen diese in grösserer Menge vorhanden sein.

2) Citirt von Bentham in Hooker's Kew Journal of Botany VII, 1855, p. 9.

3) Sie nennen sie „Jurupari-erenuana“, d. h. Teufelsbart; „aber fürwahr“ — fügt Spruce hinzu — „der Teufel ist nicht so schwarz, wie er gemalt wird, wenn diese niedlichen Gebilde irgend einem Theil seiner düsteren Majestät ähneln.“

4) Reinke, l. c., p. 27 u. 29; Drusisch, l. c., p. 26 und 51; Kerner, l. c., p. 103.

5) Nach Flora Brasil. VI, 1, p. 222.

auf dem Erdboden, sondern auch auf faulenden Baumstämmen oder auf kleinen, lose auf dem Boden liegenden Fragmenten herabgefallener Zweige, aus denen sie gleich zierlichen Schwämmen hervorsprossen (vergl. die Abbildung Taf. XVI, Fig. 2 meiner früheren Arbeit). Dieses Vorkommen erscheint deshalb besonders lehrreich, weil es den holosaprophytischen Ernährungsmodus mit Deutlichkeit vor Augen führt[1]).

Nicht auf todten, sondern auf lebenden Baumstämmen, deren Oberfläche mit abgestorbenem Wurzelgeflecht von Epiphyten bekleidet ist, findet sich in West-Indien häufig Voyria uniflora.

Durch ein ganz eigenartiges Vorkommen endlich ist Sciaphila purpurea am Rio Negro ausgezeichnet; dieselbe wächst nämlich nach Spruce[2]) vorwiegend auf den aus Holzstückchen, Blättern u. dgl. aufgebauten Termitennestern, die an den Stämmen der Bäume sitzen.

Was die Herkunft des als Unterlage dienenden Humus anlangt, so sind die meisten Saprophyten, soweit bekannt, hierin wenig wählerisch. Einige Arten giebt es aber doch, welche wie gewisse Pilze mit Vorliebe oder sogar ausschliesslich ganz bestimmte Fäulnissstoffe bewohnen. Von Hypopithys hypophegea beispielsweise ist es bekannt, dass sie besonders Fichten- und Buchenlaub als Substrat bevorzugt, und von Dictyostegia orobanchioides wird angegeben[3]), dass sie in Brasilien hauptsächlich auf abgestorbenen Wurzeln von Palmen vorkomme. Aehnliche einseitige Anpassungen zeigen übrigens auch manche grüne Saprophyten, z. B. Hymenophyllaceen, die einzig und allein auf der Rinde von Baumfarnen wachsen[4]).

---

1) Auch beblätterte Humusbewohner, wie Spiranthes Eugenii und lineata in Brasilien (nach Warming, l. c. p. 285) kommen zuweilen auf faulendem Holz vor.

2) Bentham, l. c. p. 11.

3) l. c. XVIII, p. 541.

4) Nach A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena bei Gustav Fischer 1888, p. 97 ff.

IV. Habitus und äussere Gliederung.

Das hervorstechendste Merkmal in der äusseren Erscheinung aller Holosaprophyten liegt in dem Mangel entwickelter Laubblätter, an deren Stelle sich kleine häutige oder fleischige Schuppen finden. Sehr häufig (z. B. bei Limodorum abortivum, Pogonia pusilla, Voyria trinitatis) sind die gesammten oberirdischen Theile der Pflanze ziemlich auffallend und gleichmässig gefärbt, eine Erscheinung, die sich bekanntlich auch bei parasitischen Pflanzen findet und die, wie ich an anderer Stelle ausgeführt habe[1]), offenbar dazu beiträgt, die Augenfälligkeit des Blüthenschauapparates zu erhöhen. Beachtenswerth dürfte in dieser Hinsicht sein, dass auch unter den belaubten Humusbewohnern nicht wenige sich finden, welche gefärbte Stengel und „folia picta" oder „discoloria" aufweisen, so unter den Orchidaceen Physurus, Anoectochilus, Cystorchis, Macodes, Orchis maculata u. s. w., unter den Gentianaceen Obolaria; möglich hiernach, dass durch den anomalen Ernährungsmodus eine Degeneration des Chlorophyllfarbstoffes unmittelbar hervorgerufen worden ist und dass dann eine Züchtung der auf diese Weise entstandenen Farbenvariationen stattgefunden hat. — Manche Saprophyten entbehren übrigens einer besonderen Schaufarbe und sind einfach weiss oder gelblich weiss, z. B. Pogoniopsis Nidus avis, Gymnosiphon niveus, Hypopithys hypophaegea, Monotropa uniflora.

Die oberirdische Gliederung des Stammes beschränkt sich, wenn wir von wenigen, gleich zu besprechenden Arten einer einzigen Gattung absehen, auf die Herstellung eines einfach gebauten Blüthenstandes. Derselbe erlangt seine völlige Ausbildung unter der Erde und tritt später rasch durch intercalare Streckung des Stengels an die Oberfläche. Rein vegetative oberirdische Sprosse werden von den holosaprophytischen Phanerogamen überhaupt nicht gebildet. Der Stengel hat eben bei diesen Pflanzen lediglich die Aufgabe, die Reproductionsorgane an die Luft emporzuheben und verhält sich hierin etwa dem Fruchtträger eines höheren Pilzes analog[2]).

1) Fr. Johow, Zur Biologie der floralen u. der extrafloralen Schauapparate. Eichler's Jahrb. des königl. bot. Gartens zu Berlin, Bd. III, p. 65.

2) Irmisch (l. c. p. 69) nannte die chlorophyllfreien Humusbewohner deshalb auch hypogäische oder unterirdisch lebende Pflanzen.

Eine merkwürdige Ausnahme hinsichtlich der Wuchsverhältnisse machen unter allen chlorophyllfreien Humusbewohnern zwei australische und eine javanische Art der Orchidaceen-Gattung Galeola (G. cassythoides, foliata und altissima). Dieselben sind nämlich, wie zuerst Blume[1]) beschrieben hat, Kletterpflanzen, die sich reichlich verzweigen und eine Länge von 50—120 Fuss erreichen. Der Stengel hat die Dicke eines Federkiels, ist von fleischiger Beschaffenheit und trägt an jedem Knoten eine Blattschuppe und eine Wurzel, welche sich an den als Stütze dienenden Baumstamm anheftet. Die Ernährung wird wahrscheinlich nicht allein durch das im Boden befindliche Wurzelsystem, sondern zum Theil auch durch die Haftwurzeln besorgt, welche sich in Rindenspalten einsenken und dort Humusstoffe aufnehmen. Genaueres über die Structur dieser biologisch jedenfalls sehr interessanten Pflanze ist leider nicht bekannt.

Was nun den Bau der unterirdischen Theile anbetrifft, welche bekanntlich bei den Saprophyten die gesammte Ernährung zu besorgen haben und daher als die Vegetationsorgane *κατ' ἐξοχὴν* zu betrachten sind, so giebt die folgende Uebersicht, welche ich theils nach eigenen Beobachtungen zusammengestellt habe, über alle vorkommenden Gestalten des Wurzelsystems bezw. des Rhizoms Auskunft. Es haben:

a) eine einfache, ungetheilte Rhizomknolle ohne Wurzeln:

Orchidaceen (Neottieen). Stereosandra, Gastrodia (= Gamoplexis Falc.), Epipogum nutans (= Galera Bl.).

b) eine solche mit Wurzeln:

Burmanniaceen. Burmannia tuberosa, Thismia hyalina und Macahensis.

---

1) Rumphia, l. c.: „Caules ramosissimi, arboribus alligati, ad 50—150 pedum longitudinem succrescentes, penna anserina crassiores, teretes, flexuosi, obscure nodoso-articulati, substantiae exsuccae carnosae, sordidi rubescentes, glabri, aphylli, sed in quovis nodo squama ovata acuta praediti et vulgo radiculam alligantem filiformam carnosam, huic appositam, exserentes. Vergl die Abbildungen Taf. 70 und 200 B, woselbst die Pflanze unter den Gattungsnamen Cyrtosia und Haematorchis figurirt, während sie im Texte (t. I, p. 200) als Erythrorchis bezeichnet wird. Ueber die beiden australischen Arten vergl. Bentham, Flora Australiensis VI, p. 306.

c) ein knollig-verzweigtes (Epidendreen) oder knollentragendes Rhizom mit spärlichen Wurzelfasern:

Orchidaceen. a) Epidendreen: Hexalectris (= Bletia aphylla Nutt.), Pachystoma sect. Apaturia (= Pachychilus Bl.). b) Neottieen: Prasophyllum sect. Genoplesium (grün?), Caladenia sp. (grün?), Leucorchis. c) Ophrydeen: Disa-Arten (grün?).

Gentianaceen. Voyria sect. Lita (V. rosea, coerulea, acuminata).

d) e' · verzweigtes, „corallenförmiges“ Rhizom oder Wurzelsystem:

Orchidaceen. a) Epipendreen: Corallorhiza (unsere Arten grün, die amerikanischen weiss). b) Neottieen: Epipogum aphyllum.

Burmanniaceen Geomitra.

Ericaceen (Monotropeen). Pterospora und Sarcodes.

e) ein einfaches oder verzweigtes, gar nicht oder schwach verdicktes Rhizom mit Faserwurzeln:

Orchidaceen (Neottieen). Lecanorchis (L. javanica schwach chlorophyllhaltig), Yoania, Cephalanthera-Arten (grün?).

Burmanniaceen. Burmannia tridentata, sphagnoides u. a. Arten, Campylosiphon, Gymnosiphon, Dictyostegia, Apteria, Corsia.

Triuriaceen. Triuris und Sciaphila.

f) fleischige, gebüschelte Wurzeln, die einen vogelnest- oder morgensternartigen Complex bilden:

Orchidaceen (Neottieen). Galeola (= Cyrtosia, Haematorchis und Erythrorchis Bl.), Wullschlaegelia, Neottia, Spiranthes-Arten, Limodorum (die Schuppenblätter z. T. grün), Aphyllorchis.

Burmanniaceen. Thismia Neptunis u. a. Arten, Bagnisia, Arachnites.

Gentianaceen. Voyria tenella und wohl noch andere Arten.

g) dünnere, zu einem dichten Knäuel verwobene Wurzeln:

Orchidaceen (Neottieen). Pogoniopsis.

Ericaceen (Monotropeen). Monotropa und Hypopithys.

zu d) oder g)?

Ericaceen (Monotropeen). Schweinitzia, Newberrya, Allotropa, Cheilotheca, Pleuricospora.

h) Wurzeln, die auf dem Uebergang von der fadenförmigen zur corallenförmigen Gestalt stehen.

Gentianaceen. Voyria trinitatis, chionea, uniflora, obconica, aurantiaca u. a. Arten, Voyriella.

i) Wurzeln von gänzlich unbekannter Gestalt.

Orchidaceen (Neottieen). Pogonia pusilla.
Gentianaceen. Cotylanthera, Bartonia.
Ericaceen (Piroleen). Pirola aphylla (grün?).

Eine normale Gestalt- und Grössenentwickelung weist demnach das Wurzelsystem nur bei den Triuriaceen, manchen Burmanniaceen und Orchidaceen auf; diese Pflanzen haben wie die meisten grünen Gewächse Wurzeln von dünnfaseriger Beschaffenheit. Auch bei Monotropa, Hypopithys und Pogoniopsis finden wir zahlreiche cylindrische Wurzeln; dieselben bleiben aber verhältnissmässig kurz, stehen in einem directen Knäuel beisammen und durchwachsen den Boden niemals auf grössere Strecken hin. Für alle übrigen Saprophyten ist eine sehr geringe Oberflächenentwickelung des Wurzelsystems, die sich bei einigen Arten bis zum völligen Abortus steigert, charakteristisch. Bei Epipogum aphyllum und Corallorhiza, wo das letztere der Fall ist, werden die ernährenden Functionen von einem auffallend wurzelähnlich gebauten Rhizom ausgeübt[1]). Manche tropische Orchidaceen, wie Epipogum nutans, haben einfache, ungetheilte Rhizomknollen, die weder Wurzeln noch Wurzelhaare tragen, aber zuweilen eine sehr bedeutende Grösse (bei Gastrodia z. B. bis Faustgrösse) erreichen. Andere Vertreter derselben Familie, z. B. Hexalectris, besitzen, wie auch manche Arten von Voyria, verzweigte, gleichfalls knollenförmige Wurzelstöcke, andere wieder, wie Lecanorchis, einfache oder verzweigte Rhizome von gewöhnlicher, cylindrischer Gestalt. Eine Rhizomknolle mit spärlichen Wurzelhaaren findet sich bei manchen Burmanniaceen.

1) Vergl. Irmisch und Reinke, l. c.

Besonders häufig bei den Saprophyten und charakteristisch für sie sind aber zwei in der Gestalt des Wurzelsystems bezw. des als Wurzel fungirenden Rhizoms hervortretende Gestalttypen, nämlich der corallenförmige und der vogelnest- oder morgensternförmige Typus. Der erstere wird uns durch Corallorhiza, Epipogum aphyllum, Geomitra, manche Monotropeen und Voyria trinitatis vor Augen geführt, den letzteren finden wir in ausgeprägter Form bei zahlreichen Neottieen, bei Bagnisia, Arachnites und Voyria tenella.

Bei vielen Holosaprophyten gehen von den unterirdischen Organen Vorgänge vegetativer Vermehrung aus. So bildet unsere Neottia Nidus avis nach Irmisch[1]) und Drude[2]) am Ende der Blüthenzeit aus der Axillarknospe eines Scheidenblattes ihres Rhizoms eine Tochterpflanze, welche sich von der Mutterpflanze völlig isolirt und unterirdisch überwintert, während gleichzeitig nach H. Reichenbach[3]) an den Spitzen der alten Nebenwurzeln Adventivknospen getrieben werden, die zu selbstständigen Exemplaren heranwachsen. Epipogum aphyllum vermehrt sich nach Irmisch[4]) durch vegetative Ausläufer, welche aus den Spitzen von Rhizomästen hervorgehen und an ihren Enden wieder fleischige corallenartige Rhizome erzeugen; einzelne von den Zweigspitzen des Rhizoms bilden sich zu Blüthenstandknospen aus, sie heben durch Streckung die bereits unterirdisch in allen ihren Theilen vollendete Inflorescenz über den Erdboden empor. Bei Corallorhiza haben wir nach Irmisch[5]) gleichfalls ein ausdauerndes Rhizom, aus dem periodisch Blüthensprosse gebildet werden. Hypopithys besitzt, wie Drude[6]) gezeigt hat, perennirende Wurzeln, welche endogen Blüthensprosse erzeugen.

Was die von mir untersuchten tropischen Saprophyten anbetrifft, so beschränkt sich bei ihnen die gesammte vegetative Reproduction auf die Bildung von ein paar seitlichen Blüthensprossen aus dem Rhizome, die nach dem Verblühen des ersten Schaftes als normale, blattachselbürtige Auszweigungen emporgetrieben werden.

1) l. c., p. 25.
2) l. c,, p. 13 ff.
3) De pollinis Orchidearum generi ac structura, p. 19. Citirt nach Irmisch, l. c., p. 26.
4) l. c., p. 47.
5) l. c., p. 56 ff.
6) l. c., p. 42 ff.

Diese Pflanzen haben aber, da es keinen Winter in ihrem Vaterlande giebt, Dauerzustände nicht von nöthen, während unsere einheimischen Formen bei der unvollkommenen Ausbildung ihrer kleinen, nur kurze Zeit keimfähig bleibenden Samen [1]) geradezu darauf angewiesen sind.

V. Anatomische Verhältnisse.

Wir gehen jetzt zur Betrachtung der anatomischen Eigenthümlichkeiten der Saprophyten über und beginnen dabei mit dem für diese Gewächse wichtigsten Vegetationsorgan, nämlich der:

A) Wurzel.

Eine in jeder Beziehung normale Wurzelstructur (abgesehen von dem schon erwähnten Fehlen der Wurzelhaare und dem weiter unten zu besprechenden Vorhandensein von Pilzmycelien im Parenchym) zeigt unter allen mir bekannten Holosaprophyten allein Neottia Nidus avis [2]). Wie Taf. XX, Fig. 7 zeigt, hat diese Pflanze einen typisch gebauten, von einer unverdickten Endodermis und einer Pericambiumschicht (Pericykel van Tieghem's) [3]) umgebenen Centralcylinder, in welchem drei schmale Gruppen von Gefässen hervortreten und der daher als triarch zu bezeichnen ist [4]). Die stark entwickelte Rinde führt in ihren inneren Theilen gleich dem Grundparenchym des Centralcylinders Stärke, und zwar je nach dem Entwickelungsstadium der Pflanze in grösserer oder geringerer Menge. Eine äussere verkorkte Endodermis (Exodermis Vuillemin's) [5]) ist nicht entwickelt.

---

1) Vergl. S. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze. Wien 1877, p. 43.

2) Der sich Limodorum abortivum anschliessen dürfte.

3) Eléments de botanique, Paris 1886, p. 145.

4) Das Xylem liegt nicht „zerstreut, zahlreiche Gruppen bildend", wie Drude (l. c., p. 10) angiebt, sondern es sind höchstens hier und da einige Gefässe von ihrer Gruppe durch eingeschobenes Parenchym getrennt, was den triarchen Bau im Ganzen nicht stört.

5) L'Exoderme. Bull. Soc. bot. France 1886, p. 80. Vergleiche auch E. Strasburger, Bot. Practicum, 2. Aufl., p. 181.

Die mit Neottia nahe verwandte Gattung Wullschlaegelia besitzt, wie ich in meiner früheren Arbeit[1]) gezeigt habe, zweierlei Arten von Wurzeln, nämlich fadenförmige, die vereinzelt aus dem Wurzelstock entspringen, und fleischig verdickte mit einem peitschenförmigen Anhang versehene, welche einen büschelförmigen Complex bilden. Erstere nun sind in jeder Beziehung normal gebaut; sie zeigen innerhalb einer mit C-förmigen Membranverdickungen versehenen Endodermis und eines einschichtigen Pericykels einen pentarchen, hauptsächlich aus Xylemelementen und stark verdickten Grundparenchymzellen zusammengesetzten Centralcylinder, ferner nach aussen ein vier- bis fünfschichtiges stärkeführendes Rindenparenchym, in dem hier und da Raphidenschläuche zerstreut sind, und endlich eine verkorkte Exodermis, welche die Stelle der frühzeitig absterbenden Epidermis einnimmt. Letztere — die fleischig verdickten Wurzeln — verhalten sich insofern abnorm, als dicht unterhalb der Insertion der Centralcylinder in der Regel eine andere und zwar eine grössere Zahl von Phloëmplatten aufweist, als in der mittleren, fleischigen Partie und dem peitschenförmigen Anhang. Diese Abnormität kommt dadurch zu Stande, dass von der Basis der Wurzel nach der Spitze zu die Xylemplatten mehr und mehr nach innen zurückweichen, während die Phloëmplatten sich immer flacher ausbreiten und theilweise mit einander in seitliche Verbindung treten. Es vollzieht sich so in den Wurzeln von Wullschlaegelia ein Uebergang einerseits von dem pentarchen in den triarchen Bau, andererseits von dem radialen in den concentrischen Gefässbündeltypus.

Die Wurzeln von Pogoniopsis (Taf. XX, Fig. 8 dieser Arbeit) weisen einen aus wenigen Elementen gebildeten, offenbar stark reducirten Centralcylinder auf, in welchem ein paar anscheinend regellos angeordnete, im Allgemeinen central gelegene weite Gefässe hervortreten und der von einem Pericykel sowie einer schwach verdickten, unregelmässig ausgebildeten Endodermis umgeben ist. Die Rinde besteht nur aus drei, höchstens vier Zelllagen, von denen keine den Charakter einer Exodermis zeigt. Die Epidermis trägt zahlreiche rudimentäre Wurzelhaare in Gestalt fingerhutförmiger Ausstülpungen, welche sämmtlich annähernd die gleiche Länge und Breite haben.

---

1) l. c., p. 427 ff., Taf. XVII, Fig. 11—14.

Ueber das Wurzelrudiment von Corallorhiza und Epipogum vermag ich genauere Angaben nicht zu machen, da mein Material von diesen Pflanzen nur unvollkommen war. Reinke[1]) bemerkt, dass bei Corallorhiza keine Wurzelhaube vorhanden sei, der axile Strang aus gestreckten, zartwandigen Cambiformzellen und einigen central gelegenen Spiralgefässen bestehe, und die Rindenzellen verdickte Wände und einen schleimigen Inhalt besässen.

Bei den chlorophyllfreien Burmanniaceen finden wir durchweg eine sehr einfache, durch weitgehende Reduction besonders der Gefässbündeltheile ausgezeichnete Wurzelstructur. Wie aus den Figuren 9 und 10 auf Taf. XVIII meiner früheren, sowie Taf. XX, Fig. 11 der vorliegenden Arbeit ersichtlich, besitzen die untersuchten Arten einen von einer stark verdickten und verkorkten Endodermis umschlossenen Centralcylinder, der sich aus einem einzelnen central gelegenen, etwas breiteren Element und zwei concentrisch um dasselbe gruppirten Ringen kleinerer, unter sich gleichartiger Zellen zusammensetzt. Das central gelegene Element ist, wie Macerationspräparate lehren, ein Spiralgefäss, die peripherischen Elemente sind langgestreckte, einfach getüpfelte Tracheiden mit verholzten Membranen. Die Zahl aller Elemente des Centralcylinders beträgt bei Gymnosiphon refractus und Dictyostegia orobanchioides 13, bei Gymnosiphon trinitatis 21, bei Apteria setacea 13—19.

Fragt man, wie dieser Bau, der durch seine Einfachheit geradezu ein Unicum bei Landpflanzen darstellt — nur untergetaucht lebende Wasserpflanzen, wie Najas major u. a., zeigen meines Wissens ähnliche Reductionen — auf den Typus der gewöhnlichen Wurzelgefässbündel zurückzuführen ist, so scheint auf den ersten Blick eine solche Zurückführung überhaupt unmöglich, da ja jede Abgrenzung von Pericambium, Grundgewebe, Holz- und Basttheilen bei den in Rede stehenden Bündeln gänzlich verloren gegangen ist. Indessen ist uns doch durch den Vergleich mit der grünen Burmannia capitata, welche wiederum minder reducirte Verhältnisse als die chlorophyllfreien Arten aufweist, ein Mittel an die Hand gegeben, um wenigstens die Zahl der Holz- und Basttheile, aus denen bei den letzteren Pflanzen der Centralcylinder zusammengesetzt zu denken

1) l. c., p. 8 und 9 des Separatabdrucks.

ist, mit einiger Wahrscheinlichkeit festzustellen. Ein Querschnitt durch die Wurzel von Burmannia capitata (Taf. XX, Fig. 10, 10a und b) weist nämlich im Centralcylinder deutlich drei central gelegene weite Gefässe auf, die offenbar drei Holztheile repräsentiren, so dass die Wurzel als triarch zu bezeichnen sein würde. In einigen Fällen (so in dem Fig. 10b dargestellten) ist eines dieser drei Gefässe erheblich kleiner als die anderen und zeigt dadurch bereits an, dass es Neigung zum Abortiren habe. Denkt man sich nun dieses Gefäss völlig verschwunden und in derselben Weise auch das zweite Gefäss obliterirt, so hat man den bei den chlorophyllfreien Arten gegebenen Fall, dass nur ein einziges axiles Gefäss vorhanden ist. Dieses Gefäss können wir mithin als den Rest von drei ursprünglich vorhandenen Vasaltheilen auffassen, eine Auffassung, für deren Richtigkeit auch der Umstand spricht, dass bei Dictyostegia hin und wieder neben dem axilen ein zweites, englumigeres Gefäss zur Ausbildung gelangt. Die rings um die drei Gefässe bei Burmannia capitata gelegenen Elemente des Centralcylinders lassen sich ebensowenig in Holz-, Bast- und Pericambiumtheile unterscheiden, wie die entsprechenden Zellen bei den chlorophyllfreien Arten; ihre Zahl schwankt je nach der Dicke der Wurzel, zuweilen bilden sie nur einen einfachen Ring.

Was die ausserhalb des axilen Stranges gelegenen Theile der Burmanniaceen-Wurzel anbetrifft, so haben die chlorophyllfreien Arten eine auffallend stark verdickte und verkorkte, Burmannia capitata eine schwächer verdickte Endodermis, auf welche eine aus drei Lagen weitlumiger Parenchymzellen aufgebaute Rinde folgt. Letztere ist bei Burmannia capitata von weiten, lysigenen Lufträumen durchsetzt, die oft den grössten Theil des Querschnitts einnehmen. Die Epidermis ist bei allen Arten persistirend und hier und da mit papillären Hervorwölbungen (Rudimenten von Wurzelhaaren?) besetzt.

Die letzte der zu besprechenden monocotylen Gattungen, die Triuriacee Sciaphila, besitzt eine Wurzelstructur, die in vielen Punkten an die Burmanniaceen erinnert, in mancher Beziehung aber auch ganz eigenartige Verhältnisse aufweist. Was zunächst die von Dr. Schenck gesammelte Species anbetrifft (vergl. Taf. XX, Fig. 9 und 9a), so besitzt dieselbe Wurzelhaare, die sonst bei keinem der

bekannten Holosaprophyten vorkommen. Diese Haare entspringen aus einer Epidermis, welche im Alter abstirbt und zusammensinkt, ohne jedoch durch eine eigentliche Exodermis ersetzt zu werden. Das Rindenparenchym besteht aus drei ganz regelmässig angeordneten Zellschichten, von denen die innerste durch die bedeutende Weite der Lumina auffällt. Um den Centralcylinder läuft eine allseitig regelmässig verdickte Endodermis, auf diese folgt eine Schicht besonders an den Aussenwänden stark verdickter Zellen, welche, da in ihr die Anlage der Nebenwurzeln erfolgt, als Pericykel aufzufassen ist. Im Innern des Centralcylinders finden wir bei den Triuriaceen nur verholzte Elemente, unter denen einige sich auf dem Längsschnitt als Gefässe erweisen, während die übrigen sämmtlich verholzte, lückenlos mit einander verbundene Zellen von dem Aussehen der Tracheiden sind. Die Zahl der Gefässtheile zu bestimmen wäre bei der geringeren Weite des ersteren, welche nicht gestattet, mehrere successive Längsschnitte herzustellen, unmöglich, könnten wir nicht zum Vergleich die von Poulsen[1]) untersuchte Art heranziehen, bei der schon auf dem Querschnitt die Deutung des Baues keinerlei Schwierigkeiten begegnet. Sciaphila caudata hat nämlich im Centralcylinder auch unverdickte Phloëmelemente, und von diesen heben sich deutlich zwei Gruppen von Gefässen ab, wonach das Bündel als diarch sich darstellt. Es dürften mithin auch bei Sciaphila Schwackeana zwei Xylemgruppen vorhanden sein und die ausserdem im Centralcylinder vorhandenen verholzten Elemente dem Phloëm angehören. — Ausser im Bau des Gefässbündels unterscheidet sich die Poulsen'sche Art von der meinigen auch darin, dass sie keine Spur von Wurzelhaaren besitzt.

Ueber den Bau der Wurzel von Hypopithys hypophegea ist nach Drude[2]) und Kamienski[3]) Folgendes zu berichten. Der Centralcylinder nimmt etwa den dritten Theil des ganzen Querdurchmessers der Wurzel ein, ist also verhältnissmässig mächtig entwickelt. Er ist umgeben von einer unverdickten, schwach verkorkten Endodermis, die auf den Seitenwänden den bekannten

1) l. c., p. 171 ff, Taf. XII, Fig. 2 u. 3.
2) l. c., p. 42 ff.
3) l. c., p. 15.

schwarzen Schatten erkennen lässt. Das Centrum des Stranges ist von einem zartwandigen Grundgewebe ausgefüllt, in welches das peripherisch gelegene Phloëm unmerklich übergeht.

Das Xylem besteht aus drei schmalen Gefässplatten, neben welchen sich zuweilen noch einzelne, im Phloëm versprengte Gefässe finden. Die Rinde schliesst nach aussen mit einer persistirenden, wurzelhaarfreien Epidermis ab, unter welcher eine anatomisch gut abgegrenzte (verkorkte?) Exodermis liegt.

Die Arten der Gattung Voyria, soweit sie mir bekannt sind, stimmen sämmtlich darin überein, dass sie eine wurzelhaarfreie, persistirende Epidermis, eine darauf folgende Exodermis, eine zartwandige, schwach verkorkte Endodermis und einen unvollkommen differenzirten Pericykel haben. Das Innere des Centralcylinders ist bei den einzelnen Arten einigermaassen verschieden gebaut. Voyria tenella besitzt im Centrum des Stranges ein paar ganz enge, unverholzte Gefässe, um diese herum nur zartwandige Phloëmelemente. Bei Voyria trinitatis und uniflora dagegen finden sich weitere und engere Gefässe in grösserer Anzahl unregelmässig im Phloëm zerstreut (vergl. Taf. XX, Fig. 12 dieser Arbeit, sowie Taf. XVII, Fig. 15 und 16 meiner früheren Abhandlung). Bezüglich der Exodermis sei noch bemerkt, dass dieselbe bei Voyria tenella nicht verkorkt ist, wie überhaupt das ganze Zellhautgerüst dieser Art — ein bei grünen Phanerogamen unerhörter Fall — aus reiner Cellulose besteht!

Ueberblicken wir die geschilderten Structurverhältnisse der Saprophytenwurzeln, so gelangen wir zu folgenden allgemeineren Ergebnissen:

1. Den Wurzeln aller bisher untersuchten Holosaprophyten mit alleiniger Ausnahme der Triuriacee Sciaphila Schwackeana (der sich, nach einer Abbildung bei Miers[1]) zu schliessen, vielleicht Sciaphila Spruceana anschliesst) fehlen entwickelte Wurzelhaare. Die Orchidacee Pogoniopsis besitzt rudimentäre Wurzelhaare in Gestalt fingerhutförmiger Epidermisausstülpungen, die eine constante Grösse haben. Auch bei

1) l. c., vol. XXI, Taf. XXI, Fig. 7. Die in meiner ersten Arbeit (l. c., p. 422, Anm.) geäusserten Zweifel, dass diese Figur betreffs der Wurzelhaare correct sei, muss ich demnach jetzt fallen lassen.

den Burmanniaceen finden sich auf der Epidermis häufig papilläre Hervorwölbungen, welche ganz den Eindruck von Wurzelhaarrudimenten machen.

Sehr merkwürdig ist das Vorkommen wohlentwickelter Haare an den wurzelähnlich gebauten Rhizomen von Epipogum aphyllum und Corallorhiza innata, wie es von Irmisch[1]) und Reinke[2]) übereinstimmend angegeben wird. Bei Corallorhiza stehen diese Haare in Büscheln auf besonderen kegelförmigen Vorsprüngen der unterirdischen Axe. Ich muss es dahingestellt sein lassen, ob wir es hier wirklich mit functionell echten Wurzelhaaren zu thun haben, möchte aber bemerken, dass ähnliche Organe auch bei einem anderen Saprophyten, nämlich Dictyostegia orobanchioides vorkommen. Wie aus Taf. XIX, Fig. 4 ersichtlich, ist das schwach angeschwollene Rhizom dieser Pflanze dicht mit Schuppen besetzt, die sich in ihrem ganzen Aussehen wesentlich von den an den oberirdischen Stammtheilen sitzenden Blattrudimenten unterscheiden. Während letztere vollkommen ganzrandig und auf ihrer gesammten Oberfläche kahl sind, weisen die Rhizomschuppen (vergl. Fig. 4a, eine solche in 20-facher Vergrösserung darstellend) an ihrer Spitze sowie an den Rändern lange schlauchförmige Haare auf, die in das Substrat ausstrahlen und häufig mit Humustheilchen verwachsen gefunden werden. Letzteres sowie der Umstand, dass nur an den im Boden befindlichen Stammtheilen die Haare zur Ausbildung gelangen, spricht in der That sehr dafür, dass dieselben die Rolle von Wurzelhaaren spielen.

Auf welche Ursachen das so häufige Fehlen bezw. die Reduction der Wurzelhaare bei den Saprophyten zurückzuführen ist, wird sich weiter unten ergeben.

2. Die Epidermis der Wurzel ist bei einem Theil der Arten (Neottia, Pogoniopsis, die Burmanniaceen) persistirend, bei einem anderen Theil (Wullschlaegelia, Sciaphila) geht sie zu Grunde und wird von einer mehr oder minder differenzirten Exodermis ersetzt. Bei Hypopithys und den Voyria-Arten haben wir den Fall, dass eine Exodermis neben einer persistirenden Epidermis vorhanden ist. Im Ganzen ist also zu sagen, dass in Betreff der Ausbildung des Wurzelintegumentes keinerlei Regel bei den Saprophyten vorwaltet.

3. Die Wurzelrinde ist bei allen Saprophyten mächtig entwickelt und meist aus grossen, regelmässig im Kreise oder radial angeordneten Zellen aufgebaut. Diese Structur, welche besonders bei den Burmanniaceen und bei Sciaphila auffällig hervortritt, hängt vielleicht mit dem Vorhandensein der Pilzmycelien

1) l. c., p. 58, Taf. V, Fig. 62 und Taf. VI, Fig. 24.

2) l. c., p. 11.

in den Rindenzellen zusammen, eine Erscheinung, von welcher gleich noch die Rede sein wird.

4. In Bezug auf die Ausbildung der Endodermis herrscht bei den einzelnen Formen die grösste Mannigfaltigkeit. Während wir bei Neottia, Pogoniopsis, Hypopithys und Voyria eine unverdickte, schwach verkorkte und nicht selten unregelmässig ausgebildete Endodermis haben, ist die entsprechende Zellschicht bei Wullschlaegelia, den Burmanniaceen und bei Sciaphila stark verkorkt und mit enormen Verdickungen versehen. Dass übrigens auch stark verdickte „Schutzscheiden" bei Saprophyten, also Pflanzen, die durch ihre Lebensweise an beständig feuchte Standorte gebunden sind, vorkommen, scheint mir insofern der Beachtung werth zu sein, als die von Schwendener[1]) ausgesprochene Hypothese von der biologischen Bedeutung der Schutzscheide hiermit nicht in Einklang zu setzen ist; nach dieser Lehre müssten nämlich nur Pflanzen solcher Standorte, welche einem schroffen, periodischen Wechsel von reichlichem Wasserzufluss und anhaltender Trockenheit ausgesetzt sind, mit einer stark verdickten Endodermis begabt sein.

5. Der Pericykel ist bei allen monocotylen Formen, mit Ausnahme der Burmanniaceen, als distincte Zellschicht innerhalb der Endodermis angelegt; bei den dicotylen Gattungen geht er überall unmerklich in's Phloëm über. In der Wurzel von Sciaphila Schwackeana sind die Zellen des Pericykels in auffälliger Weise verdickt und verholzt.

6. Der Centralcylinder weist bei allen untersuchten Holosaprophyten, mit Ausnahme von Neottia Nidus avis und Sciaphila caudata, Abweichungen von dem normalen Typus der Wurzelbündel auf. Diese Abweichungen beruhen theils in Reductionen besonders der Gefässtheile (Pogoniopsis, Apteria etc.), theils auf veränderter Gruppirung der Xylem- und Phloëmgruppen — häufig zeigt sich eine Neigung, den ursprünglichen radialen Gefässbündeltypus in den concentrischen mit central gelegenem Vasaltheil umzuwandeln

---

1) Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1882, p. 57.

(Voyria tenella, Wullschlaegelia), theils endlich auf einer von vornherein unvollkommenen Differenzirung bezw. einseitigen Ausbildung der Procambiumelemente (Burmanniaceen, Sciaphila Schwackeana). Ob und in wie weit alle diese Eigenthümlichkeiten als Anpassungen an den saprophytischen Ernährungsmodus sich erklären lassen, wollen wir unerörtert lassen, da wir bei unseren dermalen ganz unvollkommenen Kenntnissen über die Functionen der einzelnen Gefässbündeltheile doch nicht über blosse Vermuthungen hinauskommen würden. —

Eine im Vorstehenden noch nicht zur Sprache gebrachte Eigenthümlichkeit der Saprophytenwurzeln, auf welche der Leser beim Vergleich der Figuren auf Tafel XX bereits aufmerksam geworden sein dürfte, besteht darin, dass alle jene Wurzeln mit einer einzigen Ausnahme constant von einem Pilz befallen sind. Wir müssen auf diese Erscheinung, da sie hervorragendes biologisches Interesse darbietet, etwas näher eingehen.

Sehen wir zunächst von unserer Hypopithys ab, welche sich in dieser Beziehung ganz anders wie die übrigen Saprophyten verhält, so sind es bei allen Arten die Zellen der Rinde, welche vorzugsweise mit dem Pilz erfüllt sind; der Centralcylinder ist immer ganz frei von dem Mycel, während die Epidermis (und Exodermis) nur hier und da von einzelnen in das Substrat ausstrahlenden Hyphen durchsetzt wird. Bei manchen Arten, so bei Pogoniopsis (Fig. 8) und Voyria (Fig. 12), ist es die ganze Rinde, welche unterschiedslos befallen ist, bei anderen, wie bei Neottia (Fig. 7), Epipogum aphyllum, Corallorhiza etc. und Sciaphila Schwackeana (Fig. 9) erfüllt das Mycel nur einzelne peripherisch gelegene Zellschichten, und zwar je nach der Art und dem Altersstadium der Wurzel (bezw. des Rhizoms) mehr oder weniger. Die chlorophyllfreien Burmanniaceen haben Wurzeln, die zum Theil ganz frei von Pilzen sind, zum Theil in der gesammten Rinde und selbst in der Epidermis Mycelien führen (Fig. 11). — Auch bei der grünen Burmannia capitata sind übrigens die Wurzeln von einem Pilz befallen; derselbe lebt aber ausschliesslich in der Epidermis, die hier aus aussergewöhnlich grossen Zellen besteht (Fig. 10).

Die Untersuchung verschiedener Altersstadien zeigte nun überall, dass der Pilz schon in sehr jungen Theilen der Wurzel (unmittelbar

unter dem Vegetationspunkt) sich findet und dass er bis in's späte Alter der Zellen fortvegetirt, anscheinend ohne dieselben in ihren Functionen zu stören oder in ihrer Entwickelung zu hemmen. Neben den knäuelförmig zusammengeballten Mycelien ist selbst in älteren Zellen stets der Zellkern und an gefärbten Präparaten auch der Protoplasmaschlauch zu erkennen. In älteren Wurzeln von Voyria beobachtet man neben den Hyphen rundliche braune Klumpen einer Substanz, die das Degenerationsproduct älterer, allmählich verquellender Mycelien zu sein scheint (Fig. 12). Zwischen den Mycelconglomeraten der einzelnen Zellen bestehen hier und da Hyphenverbindungen durch die Zellwände hindurch. Ebenso durchsetzen einzelne Hyphen die Epidermis, um sich ausserhalb derselben im Substrat auszubreiten.

In ganz anderer Form als der beschriebenen treten Pilzmycelien an den Wurzeln von Hypopithys auf. Hier ist es nämlich nicht das Innere der Rindenzellen, welches von dem Pilz befallen wird, sondern derselbe überzieht äusserlich die Wurzelepidermis in Gestalt einer dicht geflochtenen, pseudoparenchymatischen Scheide. Diese Scheide entwickelt sich besonders üppig an den jüngsten, in lebhaftem Wachsthum begriffenen Theilen, während sie nach hinten zu allmählich abstirbt. Von der Oberfläche der Scheide gehen zahlreiche Hyphen oder Hyphenbündel aus, die das Substrat nach allen Richtungen durchwuchern. — Ob sich die anderen Monotropeen ebenso verhalten wie Hypopithys, konnte ich leider wegen Mangels an Material nicht feststellen.

Unter allen chlorophyllfreien Saprophyten, die ich kenne, ist nur einer, der in der Regel keine Spur von Pilzmycelien an oder in seinen Wurzeln erkennen lässt, es ist dies Wullschlaegelia.

Nur ausnahmsweise fand ich an den von mir in Westindien gesammelten Material vereinzelte Hyphen in der Rinde. Die Mehrzahl meiner Exemplare waren ebenso wie sämmtliche von Dr. Schenck aus Brasilien mitgebrachten völlig pilzfrei. Diese Ausnahme ist um so merkwürdiger, als Wullschlaegelia in anderen Punkten ihrer Structur sehr nahe mit Neottia, in deren unmittelbare systematische Verwandtschaft sie auch gehört, übereinstimmt.

Ueber das Vorkommen von Pilzmycelien an den Wurzeln saprophytischer Pflanzen finden sich nun in der Litteratur bereits

mehrfache Angaben. Vor Allem sind die Wurzelpilze der Orchidaceen (und zwar nicht blos der chlorophyllfreien, sondern auch der grünen Arten) häufig beschrieben worden [1]), ohne dass freilich von den Autoren besonderes Gewicht auf dieses Vorkommen gelegt oder ihm gar eine Bedeutung für die Ernährung der Pflanze zugesprochen worden wäre. So glaubt noch Drude [2]) aus dem Umstande, dass bei Neottia zwei anatomisch scharf bestimmte Parenchymschichten der Rinde constant von Pilzmycel erfüllt sind, zwar folgern zu können, dass in diesen Zellen eine besonders starke Circulation der „organischen Bodensubstanzen stattfindet". „Denn da viele Pilze gleich der Neottia saprophytisch sind, so werden sie an Stellen, wo, wie in der Neottia-Wurzel, ein so starker Zufluss ihres Nährmittels stattfinden muss, sehr gut gedeihen können, und es wird ihr Mycelium beim Fortwachsen der Wurzelspitze sich in all den Zellen verbreiten, welchen die Function des Anziehens und Vorarbeitens des Bodensaftes am stärksten zufällt. Der Erste, welcher den Wurzelpilzen eine functionelle Bedeutung für den Stoffwechsel zuschrieb, war meines Wissens Pfeffer. Derselbe äusserte nämlich in seiner Arbeit über insectenfressende Pflanzen [3]) 1877 die Vermuthung, dass bei den Orchidaceen die von den Wurzeln in den Boden ausstrahlenden Pilzfäden die physiologische Rolle von Wurzelhaaren spielten. Später hat sodann Kamienski [4]) an den Wurzeln von Hypopithys die oben beschriebene Pilzscheide entdeckt und ihr eine weitgehende physiologische Bedeutung für die Ernährung der befallenen Pflanze vindicirt. Kamienski glaubt nämlich, dass die von der Pilzhülle ausgehenden Hyphen, welche nicht allein in den Boden, sondern auch in lebende Baumwurzeln eindrängen (?), der Hypopithys-Wurzel alle nöthigen Nährstoffe zuführten; da auf der anderen Seite auch der Pilz von den Wurzeln der Hypopithys Nutzen zöge — denn dieselben böten

1) U. A. von Schleiden, Grundzüge der Botanik, 3. Aufl., I, p. 303; Reissek, Endophyten der Pflanzenzelle, Wien 1846; Schacht, Monatsber. Berl. Akad. d. Wiss. 1854 und Beiträge zur Anatomie u. Phys. d. Gew., Berlin 1854, p. 129 ff.; Prillieux, Ann. Sc. natur. 1856, IV. sér., vol. 5, p. 272; Drude, l. c., p. 8, 10, 11, 26, 27; Reinke, l. c., p. 9 etc. etc.

2) l. c., p. 27.

3) Landwirthsch. Jahrb. VI, 1877, p. 997.

4) l. c., p. 34, 37 etc.

ihm „ein bequemes Substrat“ (une base commode) für sein Wachsthum dar —, so sei eine Art Symbiose zwischen den beiderlei Pflanzen gegeben, welche „ein höchst überraschendes Beispiel eines auf Gegenseitigkeit gegründeten Consortiums zweier pflanzlicher Organismen“ sei[1]). Ich selbst habe im Jahre 1885[2]) endotropische Mycelien für die Wurzeln dreier Voyria-Arten beschrieben, ohne mich indessen völlig zu der Pfeffer-Kamienski'schen Hypothese zu bekennen.

Diese Hypothese ist nun in den letzten Jahren bekanntlich von Frank[3]) für eine Reihe anderweitiger Gewächse, deren Wurzeln er unter gewissen Umständen constant von einem Pilz befallen fand (nämlich die Coniferen, Cupuliferen nebst Verwandten und die Ericaceen) von Neuem aufgestellt und durch gewichtige Beweisgründe auch experimenteller Art soweit gestützt worden, dass man füglich nicht mehr an ihrer Richtigkeit zweifeln kann. Es würde hier zu weit führen, auf die Frank'schen Untersuchungen über die „Mycorhiza“, die ja auch als bekannt vorausgesetzt werden können, näher einzugehen. Nur auf zwei Punkte in seinen Ergebnissen, welche geeignet sind, unseren Befunden bei den saprophytischen Pflanzen zur Erklärung zu dienen, sei in Kürze hingewiesen:

1. Nach Frank treten die Wurzelpilze an den Waldbäumen nur dann auf, wenn der Boden Humusbestandtheile enthält. Wird eine Pflanze aus humusfreien in humösen Boden versetzt, so umgeben sich ihre Wurzeln mit Pilzscheiden; im umgekehrten Falle befreien sie sich von ihnen. Die Mycorhiza erscheint demgemäss als die an humushaltige Boden angepasste Wurzelform, und es liegt die Annahme nahe, dass den Pilzen die Function zufällt, die Erschliessung des Humusstickstoffs zu bewirken, was die phanerogamische Pflanze an sich nicht vermag. Ist nun diese Annahme richtig, so kann es uns nicht Wunder nehmen, dass bei den chlorophyllfreien Saprophyten, welche ihre gesammte Nahrung aus dem Humus beziehen, die Wurzelpilze eine so ständige Erscheinung sind.

1) l. c., p. 37.

2) l. c., p. 431 ff., Taf. XVII, Fig. 15a, 15b, 16b.

3) Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. d. deutsch. bot. Ges. III, p. 126 ff. u. p. XXVII, 1885; Ueber neue Mycorhiza-Formen, ebenda V, p. 395 ff., 1887; Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhiza, ebenda VI, p. 248 ff., 1888.

Uebrigens möchte ich der Vermuthung Raum geben, dass die Mycorhiza nicht allein den Humusstickstoff zu assimiliren bestimmt ist, sondern dass sie überhaupt die Aufgabe hat, die in Verwesung begriffenen vegetabilischen Bestandtheile des Bodens für die Ernährung der Pflanze zu verwerthen.

2. Frank fand, dass die mit Pilzen vergesellschafteten Wurzeln der Waldbäume sehr charakteristische Wachsthumsverhältnisse zeigen, durch die sie sich auf den ersten Blick von pilzfreien Wurzeln unterscheiden. „Bei relativ etwas grösserer Dicke des Wurzelkörpers ist nämlich das Längenwachsthum desselben bedeutend verringert, dafür die Verzweigung eine geförderte, so dass die ebenfalls kurz bleibenden Wurzelzweige in geringen Entfernungen von einander entspringen und die Wurzel dadurch ein corallen- oder büschelförmiges Aussehen gewinnt“ [1]). Hiernach wäre es denn klar, warum, wie oben p. 492 ausgeführt, gerade die chlorophyllfreien Humusbewohner so häufig ein corallen- oder büschelförmiges Wurzelsystem besitzen [2]).

---

1) l. c. 1887, p. 396.

2) Im Anschluss an die Frank'schen Untersuchungen hat kürzlich Albert Schlicht (Ber. d. deutsch bot. Ges. 1888, p. 269 ff.) über zahlreiche „neue Fälle von Symbiose der Pflanzenwurzeln mit Wurzeln“ berichtet, ohne jedoch bisher eine genauere Beschreibung dieser Vorkommnisse geliefert zu haben. Unabhängig von Frank haben ferner Treub (Ann. du Jard. bot. du Buitenzorg V, 1886, p. 110 ff.), Bruchmann (Bot. Centr.-Bl. XXI, 1885, p. 26) und Goebel (Bot. Ztg. 1887, p. 161 ff) eine wohlausgebildete Mycorhiza für die hemisaprophytischen Prothallien der Lycopodien beschrieben. Bei L. Phlegmaria wuchert nach Treub das Mycel in allen Zellen des Prothalliums, entwickelt sich aber besonders kräftig in den Fusszellen der Wurzelhaare und tritt durch deren Wand nach aussen, um die Haare mit einem Netzwerk von Fäden zu umspinnen. Bei L. cernuum kommen nach demselben Autor Pilzmycelien nur in den peripherischen Zellen des Prothalliums und in den Intercellularräumen des Binnengewebes, bei L. annotinum nach Bruchmann im Innern der Wurzelhaare sowie in dem oberflächlichen Rindengewebe vor. Das von Goebel untersuchte L. inundatum verhält sich wie L. cernuum. — In einer Besprechung meiner öfters citirten Arbeit über die westindischen Saprophyten von Graf Solms (Bot. Ztg. 1886, p. 320) findet sich endlich eine Angabe über constantes Vorkommen von Pilzen in den Rhizomen von Psilotum. Die Fäden dringen, wie aus einer Abbildung in Solms' Arbeit über Psilotum (Annales du jardin bot. de Buitenzorg, vol IV, t. 18, f. 10) ersichtlich ist, bereits in die Brutknospen der Pflanze ein und sind deren Weiterentwickelung durchaus nicht hinderlich.

Ueber die systematische Stellung der Wurzelpilze vergl. Wahrlich in der Bot. Ztg. 1886, p. 481 ff., Treub, l. c. V, p. 110 und Goebel, l. c., p. 165.

Den Schluss unserer Bemerkungen über die Wurzelpilze möge die Mittheilung einer Beobachtung bilden, welche Herr Professor Schimper hierselbst an mehreren mit Mycorhiza begabten epiphytischen Orchidaceen gemacht und mir freundlichst zur Verfügung gestellt hat. Wie die meisten Epiphyten haben bekanntlich auch die auf Baumrinden wachsenden Orchidaceen Luftwurzeln, welche theils zur Befestigung, theils zur Ernährung dienen und welche entweder sämmtlich in ihrer ganzen Länge auf dem Substrat hinkriechen, oder zum Theil frei in die Luft hinausragen und nur an wenigen Stellen mit der Unterlage verwachsen sind. Bei solchen Arten nun, deren Wurzeln das erstere Verhalten zeigen (Professor Schimper zeigte mir Präparate von Isochilus linearis und einer nicht näher bestimmten Aeranthus-Art) ist die Mycorhiza stets auf die der Unterlage zugekehrte Seite der Wurzel beschränkt. Bei den Arten mit frei hängenden Wurzeln andererseits (untersucht wurde u. a. Aeranthus funalis) finden sich in den frei hängenden Theilen der Wurzeln überhaupt keine Pilzmycelien; solche treten dagegen überall da auf, wo die Wurzel mit der Unterlage in Contact ist, und zwar hier auch nur auf der der Unterlage zugekehrten Seite. Durch diesen Befund wird wohl deutlich angezeigt, dass die Mycorhiza in Beziehung zur Nahrungsaufnahme steht.

B) Der Spross.

Die Structur der Rhizome und Blüthenschäfte der phanerogamischen Saprophyten weist zwar nicht annähernd so auffallende Abnormitäten wie die Anatomie der Wurzel, aber dennoch mehrere beachtenswerthe Eigenthümlichkeiten auf, welche ihre biologische Erklärung meist unschwer in dem Mangel des Laubes als des Assimilations- und Transpirationsapparates finden. Um den Leser nicht durch Aufzählung von Einzelheiten zu ermüden, will ich die Formen hier nicht, wie dies bei der Wurzel geschehen, successive, sondern vergleichend behandeln und wesentlich nur die gemeinsamen Eigenthümlichkeiten, welche biologisches Interesse bieten, berücksichtigen.

Um mit der Epidermis zu beginnen, so ist für alle Saprophyten mit einer Ausnahme die gänzliche Abwesenheit von Spaltöffnungen

an sämmtlichen Blatt- und Stengelorganen charakterististisch. Der einzige bekannte Holosaprophyt, welcher Spaltöffnungen besitzt und zwar nicht an den oberirdischen Theilen, sondern merkwürdigerweise am Rhizom, ist Epipogum aphyllum [1], eine Form, die sich auch in anderer Beziehung sehr eigenartig verhält. Dass das Fehlen der Spaltöffnungen durch den Mangel des Assimilationssystems bedingt ist, zeigt sich sehr schön bei den Burmanniaceen, von denen einige grün sind und Spaltöffnungen besitzen (wie z. B. die von Dr. Schenck bei Pernambuco gesammelte Burmannia capitata), andere des Chlorophylls ermangeln und dementsprechend auch keine Stomata aufweisen (wie Gymnosiphon trinitatis und Apteria setacea in West-Indien, Gymnosiphon tenellus, refractus und Dictyostegia orobanchioides in Brasilien). Bemerkenswerth ist auch, dass Limodorum abortivum, dessen Scheidenblätter in ihrer mittleren Partie grün sind, während die ganze übrige Pflanze roth gefärbt ist, nur an jenen grünen Theilen Spaltöffnungen besitzt. Bei Corallorhiza innata andererseits, welche grüne Scheidenblätter und einen grünen Stengel hat, konnte ich überhaupt keine Spaltöffnungen auffinden.

Ueber das Grundparenchym der Blüthenschäfte ist zunächst zu bemerken, dass es in seinen peripherischen Theilen häufig einen violetten oder rothen Zellsaft führt, von welchem eben die p. 488 erwähnte gleichmässige Färbung der Pflanze herrührt. In einigen Fällen (Voyria uniflora und trinitatis, Neottia Nidus avis) wird indessen die Färbung des Stengels durch gelbe, rothe oder braune Chromatophoren hervorgebracht, welche ebenso wie die hin und wieder (Voyria tenella, Wullschlaegelia) sich findenden farblosen Plastiden Stärke zu erzeugen vermögen und jedenfalls metamorphosirte bezw. reducirte Chlorophyllkörper darstellen. Farbigen Zellsaft und Chromatophoren zugleich besitzt Apteria setacea. Bei Wullschlaegelia rührt die braune Farbe des Blüthenschaftes von zahlreichen, die Oberfläche desselben bedeckenden trockenen Trichomen her.

Die Abwesenheit assimilirender Chlorophyllkörper im Rindenparenchym der Saprophyten hat zur Folge, dass das Intercellularsystem in letzterem Gewebe eine verhältnissmässig geringe Ausbildung erfährt. Besonders auffallend tritt dies wiederum hervor,

---

1) Nach de Bary, Vergleichende Anatomie etc. p. 49.

wenn man eine grüne mit einer nicht grünen Burmanniacee vergleicht. Erstere (Taf. XXI, Fig. 16) zeigt in der Rinde ein typisches Chlorenchym mit weiten Intercellularen, letztere (Fig. 14) weist ein gleichmässiges, nur von kleinen Interstitien durchsetztes Parenchym auf.

Ueber das Mark im Stamm der Holosaprophyten ist nichts, was biologisches Interesse böte, zu berichten. Bei mehreren Arten (z. B. Limodorum abortivum, Voyria uniflora und obconica) verschwindet es im Alter, wodurch der Blüthenschaft hohl wird. Secretbehälter finden sich nur bei Orchidaceen in Form von Schleim und Raphiden führenden Zellen. Besonders reichlich sind dieselben vertreten im Rhizom von Corallorhiza und Epipogum, woselbst im Parenchym eine eigene, von Reinke[1]) zu der Wasseraufnahme in Beziehung gesetzte Schleimzellenregion zu unterscheiden ist. Ueber die Pilzmycelien, welche sich regelmässig im Rhizom von Corallorhiza und Epipogum finden, ist oben bei Besprechung der Wurzel bereits berichtet worden.

Das mechanische System des Stammes beschränkt sich in allen Fällen, in denen es überhaupt entwickelt ist, auf den einfachen sklerotischen Ring, an dessen Innenseite sich die Gefässbündel anlehnen. In der Ausbildung und Anordnung desselben unterscheiden sich die dicotylen (Hypopithys, Voyria uniflora und trinitatis) nicht wesentlich von den monocotylen Arten (Apteria setacea, Gymnosiphon trinitatis, Neottia Nidus avis etc.). Die Verdickung der Zellwände im sklerotischen Ring ist bei der Mehrzahl der Arten eine nur unbedeutende; allein manche Burmanniaceen, wie Dictyostegia und Apteria, haben stark verdickte und verholzte Sklerenchymfasern.

Sehr merkwürdig, wenn auch bei den geringen Anforderungen, die bei blattlosen, zwischen Bäumen wachsenden Pflanzen an die Biegungsfestigkeit des Stengels gestellt werden, nicht eben auffallend ist die weitgehende Reduction des mechanischen Systems, die sich bei mehreren Arten findet. Der Stamm von Voyria tenella besteht, wie in meiner früheren Arbeit beschrieben, ausschliesslich aus dünnwandigen, unverholzten Elementen; auch die Gefässe sind von zartester Constitution, und den geringen mechanischen Bedürfnissen wird in

1) l. c., p. 11 ff und p. 28.

ähnlicher Weise wie bei vielen Laubmoosen einfach dadurch Rechnung getragen, dass die Zellen der Rinde nach der Peripherie zu allmählich kleiner werden. Ganz ähnlich verhalten sich Voyria obconica, Gymnosiphon tenellus und refractus, Sciaphila caudata[1]). Auch bei diesen Pflanzen ist die Ausbildung specifisch mechanischer Elemente gänzlich unterblieben; nur die Gefässe sind verdickt und verholzt, während die Zellen des Grundgewebes nach aussen zu allmählich kleiner werden. Die bereits öfters zum Vergleich herangezogene grüne Burmannia weist einen wohl ausgebildeten sklerotischen Ring im Stamme auf.

In den Rhizomen der Saprophyten erscheint das mechanische System der bekannten Regel entsprechend im Allgemeinen mehr nach dem Centrum gerückt, als in den oberirdischen Stammtheilen. Nur in dem fleischig verdickten Rhizom von Voyria trinitatis hat der mechanische Ring in demselben Verhältniss wie das ganze Organ an Umfang zugenommen, während er gleichzeitig in der Dicke bedeutend reducirt worden ist. Die ganz wurzelartig gebauten Rhizome von Corallorhiza innata und Epipogum aphyllum[2]) entbehren, von den schwach verdickten Bastzellen im Centralcylinder der ersteren Pflanze abgesehen, überhaupt der mechanischen Elemente. Eine aus C-förmig verdickten Elementen bestehende Endodermis, welche um den mechanischen Ring herumläuft, finden wir bei Wullschlaegelia, eine solche, die von dünnwandigen, aber mit gewellten Seitenwänden versehenen Zellen gebildet wird, bei Corallorhiza.

Die Gefässbündel im Rhizom und Blüthenschaft der Saprophyten weisen im Einzelnen ziemlich mannigfaltige, aber durchweg sehr einfache Verhältnisse sowohl bezüglich ihrer Anordnung als bezüglich ihres histologischen Baues auf. Was zunächst den ersteren Punkt betrifft, so legen sich bei den Burmanniaceen mit sklerotischem Ring sämmtliche, in grösserer Zahl vorhandenen Stränge der Innenseite dieses Ringes an und sind demselben theilweise eingebettet; bei Gymnosiphon tenellus und refractus, sowie bei Sciaphila Schwackeana, welche keinen mechanischen Ring besitzen, stehen sie isolirt in einem einfachen Ringe angeordnet. Sciaphila caudata ist dadurch aus-

1) Nach **Poulsen**, l. c., p. 175 ff., Taf. XIII, Fig. 4.
2) Nach **Reinke**, l. c., p. 11.

gezeichnet, dass die nur in der Dreizahl vorhandenen Stränge ganz nach dem Innern des Stengelquerschnitts gerückt erscheinen und daselbst einen von einem Pericykel und einer typischen, unverdickten Endodermis umgebenen Centralcylinder bilden [1]). Neottia hat im Blüthenschaft einen einzigen, im Rhizom zwei Kreise von Bündeln, welche ganz in dem Sklerenchymring eingeschlossen sind. Wullschlaegelia und Pogoniopsis besitzen im Rhizom wie im Blüthenschaft einen einfachen, an den Sklerenchymring angelehnten Kreis, erstere Gattung daneben noch mehrere Stränge, welche isolirt im Mark verlaufen. Limodorum zeigt mehrere Kreise von Bündeln sowohl im Rhizom wie im Blüthenschaft. Bei Corallorhiza und Epipogum aphyllum finden wir im Rhizom einen wurzelartigen Centralcylinder und im Blüthenschaft einen oder mehrere Kreise von Fibrovasalsträngen [2]). — In die Blattschuppen der Burmanniaceen, von Sciaphila und Wullschlaegelia tritt je ein einziges, sich nicht weiter verzweigendes Bündel, in diejenigen von Neottia, Limodorum, Pogoniopsis und Corallorhiza eine Mehrzahl von Strängen als Blattspur ein; durch einen gänzlichen Abortus der Blattspurstränge ist, wie Reinke [3]) gezeigt hat, das Rhizom von Epipogum aphyllum ausgezeichnet.

Um zu den dicotylen Gattungen überzugehen, so weist Hypopithys sehr zahlreiche Bündel auf, die in einem einzigen Kreis angeordnet und dem schwach entwickelten Sklerenchymring theilweise eingebettet sind; die Blätter erhalten wie bei Neottia eine Mehrzahl von Bündeln. Die Voyria-Arten haben einen einfachen Kreis von Strängen, die bei V. tenella und obconica isolirt im Parenchym liegen, bei V. trinitatis und uniflora durch den mechanischen Ring verbunden sind. Der Verlauf der Stränge bei Voyria ist von einer so bemerkenswerthen Einfachheit und Regelmässigkeit, dass es mir gestattet sei, ihn in Kürze hier zu recapituliren. Ein Querschnitt durch die Mitte eines Internodiums von Voyria trinitatis oder uniflora zeigt uns innerhalb des mechanischen Ringes sechs weit von einander getrennte Bündel in einem Kreise oder Sechseck angeordnet. Von

1) Poulsen, l. c., p. 170, Taf. XIII, Fig. 4.
2) Nach Reinke, l. c., p. 20 und 28.
3) l. c., p. 28.

diesen Strängen treten in dem nächst oberen Knoten zwei einander diametral gegenüberliegende als Blattspuren in die beiden gegenständigen Schuppen ein, während zwei andere, ebenfalls opponirte, sich bereits eine kurze Strecke unterhalb dieses Knotens gabeln, daselbst die Zahl 6 auf 8 erhöhen und nach Austritt jener im nächst oberen Internodium zusammen mit den beiden unverändert gebliebenen Strängen die Sechszahl wieder herstellen. Die letztgenannten beiden Bündel, welche weder im vorigen Knoten ausgetreten sind, noch sich unterhalb desselben gegabelt haben, sind sodann die Blattspuren des nächst oberen Schuppenpaares. — Etwas anders, aber noch einfacher ist der Gefässbündelverlauf bei Voyria tenella und obconica. Bei diesen Arten verlaufen nämlich nur vier im Quadrat angeordnete kleine Bündel durch die ganze Länge des Internodiums. Im Knoten spalten sich dieselben nämlich, und die beiden vor einer Schuppe liegenden Paare geben in ihren Aesten je zwei, die sich alsbald vereinigen, an die zugehörigen Schuppen als Blattspur ab. Im nächsten Internodium sind auf diese Weise wieder vier Bündel vorhanden, die dann in zwei mit jenen alternirenden Paaren die Blattspuren für das nächste Schuppenpaar liefern. Wir haben hier also einen Bündelverlauf von einer Einfachheit, wie er bei anderen Landpflanzen mit decussirten Blättern meines Wissens noch nicht zur Beobachtung gelangt ist.

Der histologische Bau des einzelnen Gefässbündels weist bei vielen Saprophyten Anomalien auf, welche theils auf Reductionen, theils auf veränderter Gruppirung der Elemente beruhen. Vollständig normal gebaute Bündel im Stamm und Rhizom haben, soweit bekannt, nur die Vogelnest-Orchidaceen Neottia, Wullschlaegelia und Limodorum. Bei Corallorhiza und Epipogum sind nur die Gefässbündel des Blüthenschaftes normal gebaut; im Rhizom treten die Bündel zu einem axilen Cylinder zusammen, der bei Corallorhiza aus zwei diametral gegenüberstehenden, durch Grundgewebezellen getrennten Gruppen von Spiralgefässen und drei bis fünf peripherisch gelegenen Bastgruppen[1]), bei Epipogum dagegen aus lauter „gleichartigen prosenchymatischen Cambiformzellen mit nicht verdickten Wänden“ und ohne Differenzirung in Xylem und

1) Nach Reinke, l. l., p. 19.

Phloëm (?)[1]) bestehen soll. Die Gattung Pogoniopsis hat Stränge, welche in allen Theilen der Pflanze deutliche in Vasal- und Cribraltheil gesondert sind, aber bereits durch ihre geringe Grösse auffallen. Dasselbe gilt von Sciaphila, Dictyostegia und Gymnosiphon, mit Ausnahme von G. trinitatis. Bei letzterer Pflanze, der sich auch Apteria setacea anschliesst, finden wir ganz kleine Bündel, welche zudem meist vollständig verholzt sind und daher die Scheidung von Gefäss- und Siebtheil schwer oder gar nicht erkennen lassen.

Was die dicotylen Arten betrifft, so haben dieselben geschlossene, deutlich in Vasal- und Cribraltheil differenzirte Stränge. Bei Hypopithys treten aber die Gefässe an Zahl auffallend zurück gegen die Elemente des Siebtheils, welche jene zuweilen auch auf der axilen Seite einschliessen[2]). Die Voyria-Arten haben durchweg concentrische Stränge mit centralem Vasaltheil; Voyria tenella ist ausserdem dadurch ausgezeichnet, dass die Gefässe ebensowenig wie irgend ein anderer Theil des Zellhautgerüstes im Stamm verholzt sind.

VI. Embryologisches.

Zu den interessantesten Eigenthümlichkeiten der saprophytischen Pflanzen gehören die Reductionen, welche im Bau ihrer generativen Organe zu Tage treten, Erscheinungen, von denen es zweifelhaft ist, ob sie als Anpassungen an den saprophytischen Ernährungsmodus aufzufassen, oder lediglich durch denselben hervorgerufene sogenannte „Degradationen“ ohne bestimmte biologische Bedeutung sind.

Kein einziger der mir bekannten Saprophyten macht eine Ausnahme von der auch für die Mehrzahl der Parasiten geltenden Regel, dass chlorophyllfreie Pflanzen sehr kleine und mit rudimentären ungegliederten Embryonen versehene Samen besitzen. Will man dies als An-

1) Nach Schacht, Physiologische Botanik, 1852, p. 177 und Reinke, l. c., p. 28. — Ich konnte leider diese etwas unwahrscheinlich klingende Angabe nicht controliren, da mir von Epipogum nur altes, zur Untersuchung feinerer anatomischer Verhältnisse nicht mehr geeignetes Herbarmaterial zur Verfügung stand.

2) Nach Drude, l. c., p. 39.

passung deuten, so kann man sich mit G. Haberlandt[1]) vorstellen, dass ein grösserer Reichthum an Reservestoffen, der einen bedeutenderen Umfang der Samen nothwendig machen würde, für die Humusbewohner ebenso wie für die Schmarotzer überflüssig wäre, da ja diese Pflanzen bei der Keimung sofort aus dem Substrat alle nothwendigen Nahrungsstoffe entnehmen können. Allein für die andere Auffassung, dass wir es hier mit einer blossen Degradationserscheinung zu thun haben, spricht die bei vielen Arten (Orchidaceen, Hypopithys, Voyria-Arten) zu machende Beobachtung, dass häufig die Reduction zahlreicher Samenknospen so weit geht, dass dieselben ihren Zweck gänzlich verfehlen und gar nicht zu keimungsfähigen Samen sich ausbilden. In der Regel oder immer beruht diese unvollkommene Ausbildung darauf, dass die Anlage entweder des Embryosackes oder des Eiapparates unterblieben ist. Zuweilen, wie bei Voyria obconica und tenella, besteht eine solche verbildete Samenknospe nur aus wenigen, ja selbst einer einzigen haarförmigen Zelle, die man gleichsam als eine „Paraphyse" ansprechen kann.

Die von Haberlandt aufgestellte Regel, dass die Saprophyten durchweg sehr zahlreiche Samen besässen, was sich dadurch erklären soll, dass die Chancen der Keimung verhältnissmässig selten für sie in der Natur gegeben wären, hat keineswegs allgemeine Gültigkeit, da z. B. sämmtliche Vertreter der Triuriaceen nur spärliche Samen aufweisen.

Ueberhaupt liegen die embryologischen Verhältnisse in den einzelnen fünf Familien so verschieden, dass wir dieselben im Weiteren getrennt behandeln müssen.

A) Burmanniaceen.

Ueber die Entwickelung des Samens und des Embryos der Burmanniaceen habe ich in meiner früheren Arbeit[2]) ausführliche Angaben gemacht, denen ich nach Untersuchung neuer Arten wenig hinzuzufügen habe.

---

1) Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze. Eine biologische Studie. Wien 1877, p. 43.

2) p. 438—441 und Taf. XVIII, Fig. 33—42.

Wie bei der Mehrzahl der Monocotylen sind bei den Burmanniaceen die Samenknospen anatrop und mit zwei Integumenten versehen, von denen das äussere (ai in Fig. 20 u. 21 auf Taf. XXII) sich zur Samenschale ausbildet, während das innere (ii) bis auf einen unbedeutenden, am Scheitel des Endosperms übrig bleibenden Rest zerdrückt wird. Von der Art des Wachsthums der Samenschale hängt es ab, ob der Same schliesslich eine längliche („feilspanförmige“) Gestalt wie bei den Orchidaceen aufweist (Dictyostegia), oder mehr isodiametrisch gestaltet ist (Apteria, Gymnosiphon etc.).

Die Anlage des Embryosackes sowie des Eiapparates in demselben erfolgt bei allen mir bekannten Arten nach dem typischen, von Strasburger ermittelten Schema. Nach der Befruchtung wird durch freie Zelltheilung im Embryosack ein Endosperm gebildet, welches in seinem oberen Theile den rudimentär bleibenden Embryo einschliesst. Die Existenz dieses Embryos war früheren Beobachtern, welche die Samen der Burmanniaceen für endospermlos erklärten, weil sie das Endosperm für den Embryo hielten, entgangen; erst Treub[1]) gelang es 1883 bei zwei javanischen Arten (Burmannia candida und javanica) den wahren Sachverhalt aufzuklären und damit den Nachweis zu liefern, dass die Familie der Burmanniaceen nicht, wie man früher annahm, in die Verwandtschaft der Orchidaceen gehört, sondern an einer ganz anderen Stelle des Systems (etwa bei den Taccaceen) unterzubringen ist.

Der ausgewachsene Embryo stellt einen ungegliederten Körper von ovaler oder rundlicher Form dar. Er besteht je nach der Art aus einer grösseren oder geringeren Zahl von Zellen, die jedoch niemals zehn zu übersteigen scheint. Auf der niedrigsten Stufe der Ausbildung stehen, soweit mir bekannt, die Embryonen von Gymnosiphon tenellus und Burmannia (Gonyanthes) candida, welche nur drei in einer Reihe über einander liegende Zellen aufweisen. Um eine Stufe höher entwickelt sind diejenigen von Apteria setacea, Dictyostegia orobanchioides, Burmannia capitata und B. javanica, die aus vier Zellen bestehen, indem die oberste jener drei Zellen hier noch eine Längstheilung erfahren hat. Aus mehr als vier,

1) Extrait des annales du jardin botanique de Buitenzorg, vol. III, p. 120 bis 122, Taf. XVIII. Leyden 1883.

nämlich sechs bis zehn Zellen, ist der Embryo von Gymnosiphon trinitatis aufgebaut.

Das Endosperm des reifen Samens führt bei allen untersuchten Arten Stärke neben anderen körnigen Reservestoffen; die Wände der Endospermzellen sind in der Regel ziemlich stark verdickt. Eine merkwürdige Ausbildung erfährt bei den Gattungen Gymnosiphon und Apteria die im äussersten Ende des Embryosackes (an der Stelle der früheren Antipoden) gelegene Zelle des Endosperms. Dieselbe besitzt nämlich bei der erstgenannten Gattung an ihrer der Chalaza zugekehrten Wand lange zapfenförmige oder corallenartig verzweigte Zellstoffvorsprünge (b in Fig. 21), bei Apteria dagegen einen gleichmässig längsgestreiften Inhalt, welcher aus unvollkommen in Cellulose verwandeltem Plasma besteht.

Eine hiervon wohl zu unterscheidende Bildung ist das am Chalazaende des Endosperms sitzende kleinzellige Anhängsel (a in Fig. 20 und 21), welches anscheinend bei allen Burmanniaceen sich findet und auch Treub bei den von ihm untersuchten Arten aufgefallen ist. Dieses Gebilde ist nicht, wie Treub vermuthete, ein differenzirter Theil des Endosperms selbst, sondern ein Rest des Nucellargewebes. Ob ihm ebenso wie der differenzirten Endospermzelle bei Apteria und Gymnosiphon irgend eine physiologische Bedeutung zukommt, vermag ich nicht anzugeben; für ausgeschlossen halte ich es aber nicht, dass der gesammte Apparat bei der Keimung eine Rolle spielt.

B) Triuriaceen.

Ueber die Embryologie der Triuriaceen besitzen wir, von älteren ganz unmöglichen Angaben bei Miers[1]) und anderen Systematikern abgesehen, nur einige auf die jüngeren Entwickelungszustände des Ovulums von Sciaphila caudata bezügliche Beobachtungen von V. A. Poulsen[2]). Aus diesen Beobachtungen geht soviel mit

1) l. c. XXI, p. 47. Dieser Autor kommt, da er bei Sciaphila den Embryo nicht finden konnte, zu dem Resultat, die Triuriaceen hätten gar keinen Embryo, sondern nur einen Vorkeim (protoblastus), d. h. einen Nucellus, der als Embryo fungire!

2) l. c., p. 175—176, Taf. XIV.



Sicherheit hervor, dass die Samenknospe der Triuriaceen aufrecht und anatrop ist, dass sie ferner ein einziges, zwei Zelllagen starkes Integument besitzt und dass nach der Befruchtung durch freie Zellbildung im Embryosack ein Endosperm angelegt wird. Ob dieses Endosperm auch im reifen Samen noch vorhanden ist, oder ob dasselbe von dem wachsenden Embryo verdrängt wird, wie es nach der Angabe fast aller systematischen Werke[1]), die Triuriaceen hätten endospermlose Samen, der Fall zu sein scheint, konnte Poulsen, da ihm geeignetes Untersuchungsmaterial fehlte, nicht entscheiden. Auf die Lösung dieser Frage dürfte aber aus dem Grunde einiges Gewicht zu legen sein, weil die Stellung der Triuriaceen-Familie im natürlichen System hauptsächlich der mangelnden Kenntniss ihrer embryologischen Verhältnisse halber noch immer eine sehr unsichere genannt werden muss.

Es war mir daher sehr erwünscht, dass ich durch die Güte des Herrn Dr. Schwacke in Rio de Janeiro in den Besitz ausreichenden Materials reifer Samen von Sciaphila Schwackeana gelangte. Behandelt man eine trockene Frucht dieser Art zwei bis drei Minuten lang mit concentrirter Kalilauge, so kann man den Samen, nachdem man ihn mit der Präparirnadel aus der Fruchtschale befreit hat, trotz seiner winzigen Grösse zwischen den Fingern in drei bis vier Längsschnitte zerlegen. Um den Embryo sichtbar zu machen, empfiehlt es sich, die Präparate ganz schwach mit Eosin zu färben und hierauf durch längeres Liegenlassen in concentrirtem Glycerin aufzuhellen[2]). Einen auf diese Art behandelten, genau median geführten Schnitt zeigt Taf. XXII, Fig. 22.

Den grössten Theil des Samendurchmessers nimmt, wie man sieht, die Samenschale (i) ein, welche ihre Herkunft aus dem zwei Zellschichten starken Integument noch deutlich erkennen lässt. Alle

---

1) Nur Bentham (Genera plantarum III, 2, p. 1002), dem sich Drude (Schenk's Handbuch III, 2, p. 328) anschliesst, äussert Zweifel an der Richtigkeit der bisherigen Annahme, dass die Triuriaceen endospermlose Samen besässen.

2) Diese Methode habe ich überhaupt für embryologische Untersuchungen als die beste erprobt. Die gewöhnlichen Aufhellungsmittel für pflanzliche Objecte (Nelkenöl, Origanumöl, Carbolsäure, Chloralhydrat, Eau de Javelle u. s. w.) sind bei Samen meist nicht anwendbar; dagegen leistet die Kalilauge in bestimmten Concentrationen zuweilen gute Dienste.

Elemente derselben, mit Ausnahme der auf der Seite des Funiculus gelegenen, sind in radialer Richtung stark gestreckt, cutinisirt und mit Luft erfüllt, wodurch der Same ein sehr geringes specifisches Gewicht erhält, so dass er leicht vom Winde getragen werden kann. Die einfache zusammengedrückte Zelllage (n), welche den kleinzelligen Körper im Innern umgiebt, gehört nebst der Gruppe plasmaführender Zellen am Chalazaende dem Nucellus an, wie aus dem Vergleich mit den von Poulsen abgebildeten jüngeren Zuständen unzweifelhaft hervorgeht. Der centrale Gewebekörper (ed) kann, da in seinem oberen Theile ein deutlich sich abzeichnender Embryo (eb) liegt, nichts anderes als ein Endosperm sein. Somit wäre der Nachweis geliefert, dass die Gattung Sciaphila endospermhaltige Samen besitzt. Der Embryo, welchen Fig. 22a gesondert darstellt, ist wie bei den Burmanniaceen rudimentär und ungegliedert; er besteht aus einer grösseren Anzahl von Zellen als bei irgend einer bekannten Art dieser Familie und ist ferner durch den Besitz eines kurzen Trägers von den Burmanniaceen - Embryonen ausgezeichnet.

Wollten wir aus diesem Befund einen Schluss auf die Stellung der Familie im natürlichen System ziehen, so könnte es nur der sein, dass dieselben mit den Burmanniaceen sehr nahe verwandt seien. Eine solche Verwandtschaft ist indessen, wie schon Bentham[1]) bemerkt, durch die grosse Verschiedenheit in dem Bau der beiderseitigen Blüthen ausgeschlossen; die Burmanniaceen nämlich haben einen doppelten Perianthkreis und einen unterständigen Fruchtknoten, die Triuriaceen dagegen ein einfaches Perigon und ein oberständiges, apocarpes Gynaeceum. Nach der Structur der Blüthe allein zu urtheilen können als nächste Verwandte der Triuriaceen von allen monocotylen Familien nur die Alismaceen in Betracht kommen, die zwar auch ein zweireihiges Perianth besitzen, aber den gleichen charakterischen Bau des Gynaeceums wie die Triuriaceen aufweisen. Nun haben aber die letzteren, wie oben constatirt wurde, endospermhaltige Samen mit ungegliederten, winzigen Embryonen, während die Alismaceen endospermlose Samen und wohlausgebildete

1) Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany 1885, p. 8 ff., citirt nach Poulsen, l. c., p. 162.

Keimlinge besitzen. Dieser Unterschied dürfte sich jedoch unschwer auf die Verschiedenheit der Lebensweise beider Familien zurückführen lassen und somit kein Hinderniss abgeben, letztere als nahe verwandt zu betrachten; nehmen wir doch auch keinen Anstoss, die Monotropeen trotz ihrer rudimentären Embryonen an die Ericaceen oder die Voyria-Arten an die Gentianaceen anzuschliessen.

C) Orchidaceen.

Die chlorophyllfreien Arten dieser Familie weisen, soweit mir bekannt, in ihrer Embryologie keinerlei Eigenthümlichkeiten auf, die nicht auch ihren grünen Verwandten zukämen. Ich kann mich daher darauf beschränken, auf die beigegebenen Abbildungen der reifen Samen von Wullschlaegelia, Neottia und Epipogum aphyllum (Taf. XXII, Fig. 23—25) hinzuweisen, und bemerke nur, dass bei der letztgenannten Art die Samen von auffallend winziger Grösse sind.

D) Piroleen.

Ueber die Embryologie von Pirola aphylla vermag ich keine speciellen Angaben zu machen, da mir weder Litteratur hierüber bekannt ist, noch eigene Untersuchungen zur Verfügung stehen. Der Gattung Pirola im Ganzen werden in den systematischen Werken „semina minima, testa laxa utrinque producta . . . ., albumine carnoso“ sowie ein „embryo minutissimus, axilis, centripetus“ [1]) zugeschrieben.

E) Monotropeen.

Die Entwickelung der Samenknospe sowie der Bau des reifen Samens von Hypopithys hyphophegea sind bereits von zahlreichen Autoren untersucht und in neuerer Zeit sogar von L. Koch [2]) zum Gegenstand einer eigenen Arbeit gemacht worden, aus der ich die wichtigsten Resultate hier kurz ausziehe.

Der für die Mehrzahl der Sympetalen gültigen Regel entsprechend ist das Ovulum anatrop und mit einem einzigen Integument versehen,

---

1) Bentham und Hooker, Genera plantarum, II, 2, p. 603.

2) Die Entwickelung des Samens von Monotropa Hypopithys L. Pringsheim's Jahrbücher XIII, 2, Taf. IX—XI, 1882.

welches zur Samenschale wird. Die Anlage des Embryosackes sowie die Bildung des Eiapparates und der Antipoden vollzieht sich in der bekannten typischen Weise. Nach erfolgter Befruchtung wird der Embryosack durch vier Querwände, zu denen später in den mittleren Zellen noch ein paar Längswände treten, in gewöhnlich acht Zellen zerlegt, von denen die beiden an den Enden gelegenen frühzeitig absterben, während die übrigen sechs sich mit Reservestoffen füllen und das Endosperm liefern. Die Ausbildung des Embryos bleibt auf einer sehr niedrigen Stufe stehen, erfolgt aber ganz nach dem für die dicotylen Keimlinge charakteristischen Schema: Aus der Eizelle geht zunächst ein länglicher einzellig bleibender Vorkeim hervor, dieser schwillt an seinem oberen Ende zu einer Embryonalkugel an, welche durch eine aequatoriale und zwei meridiane Wände in Octanten zerlegt wird, und beide grenzen sich schliesslich gegen einander durch eine sogenannte Hypophyse ab. Im reifen Samen (Taf. XXII, Fig. 26) ist der Vorkeim, der mit seinem Fussende in die entleerte obere Theilzelle des Embryosackes hineinragt, nur noch als abgestorbener Rest vorhanden, die Embryonalkugel aber liegt zwischen den oberen Zellen des Endosperms, umgeben von einem besonderen Cellulosegehäuse, welches durch Spaltung der dem Wachsthum des Embryos entgegenstehenden Längswände des Endosperms entstanden ist.

Was die übrigen Monotropaceen anbetrifft, so ist deren Embryologie noch nicht genauer bekannt. In den systematischen Charakteristiken der Gattungen heisst es in der Regel: Embryo ..... Nur für Sarcodes geben Bentham und Hooker[1]) an: embryo minimus, ovoideus, indivisus, radicula[2]) hilo proxima.

F) Gentianaceen.

Die Samenknospen von Voyria — der einzigen der vier saprophytischen Gattungen der Gentianaceen, über deren Embryologie ich Angaben zu machen vermag[3]) — sind durch zwei sehr merkwürdige Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet: Dieselben sind nämlich

1) Genera plantarum II, p. 606.

2) Hiermit ist wohl der Embryoträger gemeint.

3) Vergl. meine frühere Arbeit, p. 442—446 und Taf. XVIII Fig. 45—68.

erstens nackt, d. h. entbehren jedes Integumentes und bestehen nur aus einem Nucellus, dessen periphere Zellen zur Samenschale werden, und zweitens ist ihr Bau ganz derjenige anatroper Ovula, ohne dass jemals die für diese charakteristische Wachsthumskrümmung bei ihnen eintritt. Wir haben hier also Ovula, wie sie meines Wissens nur noch bei einer einzigen Gattung, nämlich bei Balanophora, vorkommen [1]).

Die junge Ovularanlage von Voyria trinitatis, uniflora oder tenella stellt sich als ein gerader, aus wenigen Zellen aufgebauter Zapfen dar, welcher durch fortgesetzte Theilung einer einzigen Epidermiszelle der Placenta entstanden zu sein scheint. Die zapfenförmige Gestalt verwandelt sich allmählich in eine eiförmige, worauf im Innern der Anlage eine durch ihre Grösse und Inhaltsbeschaffenheit sich auszeichnende Zelle, die Embryosackmutterzelle, erkennbar wird. Diese theilt sich durch eine transversale Wand in zwei Tochterzellen, die je eine weitere, in der Regel quere, zuweilen aber auch schiefe Theilung erfahren, und von den gebildeten vier Zellen wächst nun die oberste zum Embryosack heran, wobei sie sowohl ihre drei Schwesterzellen als auch die seitlich von ihr gelegenen Zellen der Samenknospe bis auf eine einzige periphere Schicht verdrängt.

Die Bildung des Eiapparates und der Antipoden geht, abgesehen davon, dass die letzteren bei V. uniflora und tenella nicht im äussersten Grunde des Embryosackes, sondern in mittlerer Höhe desselben inserirt werden, ganz in der typischen Weise vor sich. Die Orientirung im Embryosack ist dieselbe wie in einem gewöhnlichen anatropen Ovulum. An Stelle des einen normaler Weise vorhandenen secundären Embryosackkerns beobachtet man nicht selten eine Ueberzahl von Kernen (6—8), die wohl auf nachträgliche Vermehrung der Antipodenkerne zurückzuführen ist.

Während dieser Entwickelungsvorgänge hat die äussere Gestalt des Ovulums bei Voyria trinitatis keine wesentliche Aenderung erfahren; bei V. uniflora, tenella und obconica dagegen sind die beiden Enden des Nucellus zu zwei langen haardünnen Fortsätzen aus-

1) W. Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen, Leipzig 1859, p. 587 ff.



gewachsen, wodurch die Samenknospe ganz das Aussehen eines Orchidaceen-Ovulums gewinnt.

Nach der Befruchtung wird durch freie Zellbildung im Embryosack ein Endosperm gebildet, welches bei V. trinitatis aus einer grösseren Zahl von Zellen, bei V. uniflora dagegen nur aus fünf bis sechs und V. tenella und obconica sogar nur aus drei in einer Reihe auf einander folgender Zellen besteht, von denen die mittlere stets vier Kerne aufweist. Der Inhalt der reifen Endospermzellen ist ein mit Stärke, Aleuron und grossen Proteïncrystallen dicht erfülltes Plasma.

Die Entwickelung der Eizelle zum Embryo bleibt bei allen vier Arten auf einer erstaunlich niedrigen Stufe stehen. Bei V. trinitatis fand ich den fertigen Embryo höchstens aus vier, in manchen Fällen auch nur einer einzigen, in anderen aus zwei oder drei Zellen bestehend. Diese ein bis vier Zellen liegen in einer einfachen Reihe über einander und bilden zusammen einen keulenförmigen Körper, der mit dem einen (hinteren) Ende der früheren Embryosackwand fest angewachsen, mit dem anderen zwischen die Endospermzellen eingekeilt ist. Bei V. uniflora ist der Embryo stets dreizellig, im Uebrigen aber so wie bei V. trinitatis gestaltet (Taf. XXII, Fig. 27). V. obconica und tenella haben einen Embryo, welcher aus zwei lebenden Zellen, die ganz in der mittleren der drei Endospermzellen liegen, und einer abgestorbenen, zum grössten Theil obliterirten Trägerzelle besteht (Fig. 28).

Ueber die Ausbildung der Samenschale ist noch zu bemerken, dass die Zellen derselben bei den Arten mit geschwänzten Ovulis mit zarten, spiraligen Verdickungsbändern ausgekleidet werden, während bei V. trinitatis die Innenwand der Testazellen eine eigenthümliche ungleichmässige Verdickung, bestehend aus rundlichen, in kleinen Häufchen oder Perlschnüren angeordnete Klumpen cutinisirten Zellstoffs erhält.

Figuren-Erklärung.

Tafel XIX.

Habitusbilder brasilianischer Saprophyten, mit Ausnahme der Figuren 4a, 6c und 6d in natürlicher Grösse.

Fig. 1. Voyria obconica Prog., chlorophyllfreie Gentianacee aus der Umgebung von Rio de Janeiro. Die ganze Pflanze weiss gefärbt. Der Saum der Blumenkrone an dem abgebildeten, fast fruchtreifen Exemplar abgefallen. Vergl. die Habitusabbildungen von Voyria trinitatis, aphylla und tenella in meiner Arbeit über westindische Humusbewohner (diese Jahrb., Bd. XVI, Taf. XVI, Fig. 5—8).

Fig. 2. Burmannia capitata Mart., aus der Umgebung von Pernambuco. Der Stamm grün, mit kleinen grünen Blättern besetzt, Blüthen schmutzig-violett.

Fig. 3. Gymnosiphon refractus Benth. et Hooker, chlorophyllfreie Burmanniacee vom Corcovado bei Rio de Janeiro. Die ganze Pflanze weiss gefärbt. Vergl. die Abbildungen von Gymnosiphon trinitatis und Apteria setacea in meiner oben citirten Arbeit, Taf. XVI, Fig. 1—3.

Fig. 4. Dictyostegia orobanchioides Miers, chlorophyllfreie Burmanniacee aus der Serra dos Orgãos, daselbst (nach Flora bras. III, 1, p. 59) auf faulendem Holz besonders von Palmenwurzeln wachsend. Der Stamm nebst den Blattschuppen weisslich-gelb, die Blüthen weiss gefärbt. Das abgebildete, sehr kräftige Exemplar hat ausnahmsweise einen oberirdischen Seitenzweig gebildet. — 4a eine Blattschuppe vom Rhizom mit zu wurzelhaarähnlichen Fortsätzen ausgewachsenen Randzellen. 20mal vergrössert.

Fig. 5. Pogoniopsis, eine chlorophyllfreie Orchidacee (Neottiee) von Theresopolis, Serra dos Orgãos. Pflanze gleichmässig gelb gefärbt. Der wegen Mangels an Raum nicht dargestellte Blüthenstand eine Aehre wie bei Neottia.

Fig. 6. Sciaphila Schwackeana sp. nov., chlorophyllfreie Triuriacee vom Corcovado. Die oberirdischen Theile der Pflanze gleichmässig violett gefärbt. — 6a ein aufgeblühter, 6b ein im Knospenzustande befindlicher Blüthenstand. — 6c eine männliche Blüthe mit drei Staubgefässen, 6d eine weibliche Blüthe mit zahlreichen, zu einem halbkugeligen Köpfchen angeordneten Fruchtnoten, 4mal vergrössert.

Tafel XX.

Anatomie der Wurzeln. Mycorhizen.

Fig. 7. Neottia Nidus avis L., Querschnitt durch eine der fleischigen Nebenwurzeln Epidermis persistirend. Keine Wurzelhaare. Zwei bis drei Zellschichten der Rinde von Pilzmycel erfüllt. Der Centralcylinder von einer unverdickten Endodermis und einem Pericykel umgeben, triarch. Das Phloëm ist in der Zeichnung nicht ausgeführt. Vergr. 54.

Fig. 8. Pogoniopsis, Querschnitt durch eine Nebenwurzel. Die Epidermis mit rudimentären Wurzelhaaren versehen. Das Pilzmycel erfüllt alle Rindenzellen. Endodermis schwach verdickt, Stärke führend. Pericykel nach innen undeutlich

abgegrenzt. Das Xylem auf ein paar central gelegene Gefässe beschränkt. Vergrösserung 100.

Fig. 9. Sciaphila Schwackeana, Querschnitt durch eine erwachsene Wurzel. Die abgestorbene Epidermis trägt zahlreiche Wurzelhaare. Die zweite und zum Theil die dritte Rindenschicht von Pilzmycel erfüllt. Vergr. 200. — 9a der Centralcylinder einzeln dargestellt. Endodermis allseitig gleichmässig verdickt. Elemente des Pericykels stark verholzt und besonders an den Aussenwänden verdickt. In der Mitte ein paar weitlumige Gefässe, alle übrigen Elemente verholzte und verdickte Tracheiden (?). Vergr. 470.

Fig. 10. Burmannia capitata, Querschnitt durch eine erwachsene Wurzel. Die grosszellige Epidermis ohne Wurzelhaare, ihre Zellen sämmtlich mit Pilzmycel erfüllt. Die drei Zellschichten starke Rinde von grossen lysigenen Lufträumen durchsetzt. Endodermiszellen C-förmig verdickt. Im Innern des Centralcylinders drei weite Gefässe, um welche ein bis zwei Kreise verholzter Elemente (Tracheiden?) liegen. Vergr. 200. — 10a und 10b der Centralcylinder einzeln dargestellt. In 10b das eine der drei Gefässe kleiner als die beiden anderen. Vergr. 450.

Fig. 11. Gymnosiphon refractus, Querschnitt durch den Centralcylinder einer Wurzel mit den angrenzenden, von Pilzmycel erfüllten Rindenzellen. Die Endodermis eine C-Scheide (Russow), aus sechs Zellen mit starken Verdickungen bestehend. Im Centrum des Stranges ein einzelnes Gefäss, wahrscheinlich der Rest von drei Gefässen, von denen zwei abortirt sind; das Bündel mithin triarch. Um das axile Gefäss zwei Ringe von je sechs unter sich gleichartigen verholzten Elementen mit einfachen Tüpfeln. Vergr. 450. — Vergl. die Querschnittsabbildungen der Wurzeln von Gymnosiphon trinitatis und Apteria setacea in Bd. XVI dieser Jahrbücher, Taf. XVII, Fig. 9 und 10.

Fig. 12. Voyria trinitatis, Querschnitt durch eine erwachsene Wurzel. Epidermis persistirend, ohne Wurzelhaare. Exodermis verkorkt. Fast alle Rindenparenchymzellen mit Pilzmycel erfüllt. Endodermis unverdickt, verkorkt. Pericykel undeutlich differenzirt. Das Xylem aus unregelmässig im Phloëm zerstreuten Gefässen bestehend. Vergr. 105.

Tafel XXI.

Anatomie des Stammes.

Fig. 13. Sciaphila Schwackeana, Querschnitt durch den Blüthenschaft. Die Epidermis gänzlich spaltöffnungsfrei. Gefässbündel im Kreise angeordnet, isolirt im Parenchym liegend, mit schwach entwickeltem Gefäss- und Siebtheil. Kein eigentlicher Sklerenchymring, doch die Zellen der Rinde alle mit verdickten Wänden versehen. Vergr. 190.

Fig. 14. Gymnosiphon refractus, Querschnitt durch den Blüthenschaft. Die Epidermis wie bei Sciaphila völlig spaltöffnungsfrei. Die (nur durch Schraffirung angedeuteten) Gefässbündel isolirt im Parenchym liegend, im Kreise angeordnet. Kein Sklerenchymring. Vergr. 68. — Vergl. die auf Apteria setacea bezüglichen Figuren 17 und 18 auf Taf. XVII meiner früheren Arbeit.

Fig. 15. Einzelnes Gefässbündel derselben Pflanze. Die Erstlinge sowohl des Gefäss- wie des Siebtheils grenzen an einen Luftgang. Vergr. 315.

Fig. 16. Burmannia capitata, Querschnitt durch den Blüthenschaft, zum Vergleich mit den chlorophyllfreien Burmanniaceen. Die Epidermis besitzt Spaltöffnungen. Die chlorophyllführende Rinde zeigt ein wohlausgebildetes Intercellularsystem. Ein Sklerenchymring ist vorhanden. Die Gefässbündel sind auch hier entsprechend der schwachen Belaubung von geringer Grösse. An Stelle des Marks eine Höhlung. Vergr. 210.

Fig. 17. Pogoniopsis, einzelnes Gefässbündel des Blüthenschaftes. Gefäss- wie Siebtheil sind im Vergleich zu den anderen chlorophyllfreien Neottieen sehr schwach entwickelt. An der Innenseite des Gefässbündels läuft ein luftführender (?) Intercellulargang. Vergr 175.

Tafel XXII.

Embryologisches.

Fig. 18. Burmannia capitata, Längsschnitt aus dem Endosperm des reifen Samens mit dem Embryo, nach Behandlung mit Alkohol-Nelkenöl-Canadabalsam. Vergr. 315.

Fig. 19. Embryonen derselben Pflanze in verschiedenen Stadien der Entwickelung. Vergr. 360.

Fig. 20. Dictyostegia orobanchioides, reifer Same, in Glycerin. m das Mikropylenende, ai das zur Samenschale gewordene äussere Integument, ii Reste des inneren Integuments, eb der rudimentäre Embryo, ed das Endosperm, a der von den Antipoden herrührende Anhang am Chalazaende des Endosperms. Vergrösserung 100.

Fig. 21. Gymnosiphon tenellus, reifer Same, mit Kalilauge durchsichtig gemacht und durch Druck auf das Deckglas von der Samenschale befreit. ai die aus dem äusseren Integument hervorgegangene Samenschale, ii das innere Integument, eb der nur aus drei Zellen bestehende Embryo, ed das Endosperm, b die hinterste Endospermzelle, welche eigenthümliche Zellstoffvorsprünge im Innern aufweist, a der von den Antipoden herrührende Anhang am Chalazaende des Endosperms. Vergr. 84. [Von den beiden Figuren der Fig. 21 ist die linke in den Winkel der rechten, welche die durch Druck abgesprengte Samenschale vorstellt, hineingerückt zu denken.] — Vergl. die auf Gymnosiphon trinitatis und Apteria setacea bezüglichen Figuren 33—42 auf Tafel XVIII meiner früheren Arbeit.

Fig. 22. Sciaphila Schwackeana, Längsschnitt durch den mit Kalilauge erweichten Samen, durch längeres Liegen in Glycerin durchsichtig geworden. i die aus dem Integument hervorgegangene Samenschale, m die (geschlossene) Mikropyle, f der Funiculus, eb der rudimentäre Embryo, ed das Endosperm, n der Rest des Nucellargewebes. Vergr. 45.

Fig. 22a. Embryo derselben Pflanze, isolirt dargestellt. Vergr. 216.

Fig. 23. Wullschlaegelia aphylla, reifer Same, nach längerem Liegen in Glycerin. m das Mikropylenende. Vergr. 70.

Fig. 24. Neottia Nidus avis. desgl. Vergr. 70.

Fig. 25. Epipogum aphyllum, desgl. Nach Irmisch, Beitr. z. Morph. u. Biol. der Orchideen, Taf. V, Fig. 29.

Fig. 26. Hypopithys hypophegea, nahezu reifer Same. m die Mikropyle. f der Funiculus, i das Integument, eb der rudimentäre Embryo, ed das Endosperm, Nach L. Koch: Die Entwickelung des Samens von Monotropa Hypopithys L. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIII, Taf. XI, Fig. 16. Vergr. 152.

Fig. 27. Voyria uniflora, reifer Same, nach längerem Liegen in Glycerin. f die Ansatzstelle des Samens, n die aus dem Nucellargewebe hervorgegangene Samenschale, eb der rudimentäre Embryo, ed das Endosperm. Ein Integument ist nicht vorhanden. Vergr. 136.

Fig. 28. Voyria tenella, desgl. Die mittlere der drei Endospermzellen mit vier Zellkernen. Die Ansatzstelle des Samens liegt in der Figur nach unten. Verg. 260. — Vergl. die Figur 63 auf Taf. XVIII meiner früheren Arbeit, einen Längsschnitt durch den reifen Samen von V. trinitatis darstellend.

Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen.

Von

H. Schenck.

Hierzu Tafel XXIII—XXVIII.

I.

Die Gesammtheit der von dem Phellogen erzeugten Gewebe wird von De Bary[1]) mit dem alten Mohl'schen Namen „Periderma", mit Abänderung seiner ursprünglichen Bedeutung bezeichnet. Das Periderm gliedert sich von innen nach aussen gerechnet in Phelloderm, Phellogen und Kork (Phellem), welch' letzterer nach den eingehenden Untersuchungen von Höhnel's[2]) nicht immer aus lauter verkorkten Zelllagen besteht, sondern in manchen Fällen zwischen den verkorkten Lagen auch solche ohne jegliche Spur von Korkstoff enthält. v. Höhnel bezeichnet die nicht verkorkten Schichten als „Phelloid" und unterscheidet Trennungsphelloide und Massen- oder Ersatzphelloide. Zu den Producten des Phellogens sind ferner auch die Füllzellen der Lenticellen zu rechnen.

Mit diesen verschiedenen Geweben ist nun keineswegs die Mannigfaltigkeit der Erzeugnisse des Phellogens erschöpft. Bei vielen Sumpfsträuchern und -Stauden aus den verschiedensten Familien

---

1) De Bary, Vergl. Anatomie, p. 560.

2) Fr. v. Höhnel, Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien 1877, Bd. LXXVI, Separatabdruck p. 93 etc.

geht an den submersen oder im nassen Schlamm oder Sand steckenden Theilen der Stengel, Zweige und älteren Wurzeln aus dem Phellogen ein höchst eigenartiges Gewebe hervor, dessen Bildung ausschliesslich an das Medium des Wassers gebunden ist, das an Exemplaren auf trockenem Boden sowie an den in der Luft befindlichen Stengeltheilen durch Kork vertreten werden kann und somit ein dem letzteren völlig homologes Gewebe bezüglich seiner Entstehungsweise darstellt, indessen in seiner Form und Function sehr von ihm verschieden ist. Dieses Gewebe, das ich mit dem Namen „Aërenchym" bezeichne, besteht aus zartwandigen unverkorkten Zellen, welche in verschiedener Weise grosse, mit Luft erfüllte und mit einander communicirende Intercellularräume zwischen sich ausbilden, indem sich entweder alle oder viele Zellen der aus dem Phellogen hervorgegangenen Zelllagen radial bedeutend strecken und bis auf kleine Berührungsflächen von einander loslösen, wobei die radiale Reihung und in vielen Fällen auch die concentrische Lagerung wie beim Kork erhalten bleibt.

Die Aërenchymzellen enthalten einen äusserst zarten Plasmawandschlauch, einen kleinen Kern, winzige Leucoplasten, die bei einigen Arten Stärke gebildet hatten, und im Uebrigen wasserklaren Zellsaft, niemals aber Luft.

In derselben Weise wie der Kork sprengt das Aërenchym im Verlaufe seiner Bildung die ausserhalb seines Meristems gelegenen Gewebeschichten, Epidermis, primäres Rindenparenchym, Sklerenchymgruppen ab und umkleidet als secundäre, schwammige, infolge der eingeschlossenen Luft schneeweiss erscheinende und oft enormen Durchmesser erreichende Hülle die im Wasser oder Schlamm steckenden Pflanzentheile. Es erneuert sich beständig von innen heraus und reisst aussen der Länge nach wie Borke ein. Die Luftlücken des Gewebes bilden ein einheitliches Durchlüftungssystem, das bei dem Aufreissen der primären Rinde mit zahlreichen Poren zwar direct mit dem Wasser in Berührung kommt, ohne dass aber ein Eintreten des letzteren in die Intercellulargänge stattfindet. —

Ich beobachtete das betreffende Gewebe zuerst während meines Aufenthaltes in Brasilien bei Jussiaea-Arten und fand bei weiterem Nachsuchen, dass eine grössere Zahl von Sumpfstauden und Sträuchern aus den verschiedensten Familien dieselbe Erscheinung zur Schau

trägt. Aber auch unsere einheimische Flora besitzt einige hierher gehörige Vertreter.

In der Litteratur ist das betreffende Gewebe für einzelne Fälle bereits beschrieben, zuerst von Martins[1]) für Jussiaea-Arten, dann von Rosanoff[2]) für Desmanthus natans Willd. (= Neptunia oleracea Loureiro nach Baker), von Lewakoffski[3]) für Lythrum Salicaria, Epilobium hirsutum, Lycopus europaeus, von Perseke[4]) für die in Wasser gezogenen Wurzeln von Phaseolus multiflorus, zuletzt von Scott und Wager[5]) für Sesbania aculeata Pers. Letztere Autoren haben die Homologie und die Unterschiede ihres sog. „floating tissue" im Vergleich zum Kork bereits klar hervorgehoben.

Die mir aus der Litteratur und aus eigener Anschauung bekannt gewordenen Gewächse mit Aërenchymbildung, welche im Folgenden einer eingehenden Darstellung unterworfen werden sollen, sind folgende:

Onagraceae.

Jussiaea peruviana L.
„ pilosa H. B. K.
„ suffruticosa L.
„ octonervia Lam.
„ longifolia DC.
„ elegans Camb.
„ repens L.
„ natans H. B.
Oocarpon jussiaeoides Micheli.
Epilobium hirsutum L.
Epilobium roseum Retz.
„ palustre L.

Lythraceae.

Lythrum Salicaria L.
„ virgatum L.
Cuphea aperta Köhne.
„ Balsamona Cham. et Schl.
„ ingrata Cham. et Schl.
Heimia myrtifolia Cham. et Schl.

Melastomaceae.

Rhynchanthera dichotoma DC.
„ cordata DC.
Acisanthera variabilis Triana.

1) Charles Martins, Mémoire sur les racines aérifères ou vessies natatoires des espèces aquatiques du genre Jussiaea. Mém. Acad. d. sciences de Montpellier 1866.

2) S. Rosanoff, Ueber den Bau der Schwimmorgane von Desmanthus natans Willd. Bot. Ztg. 1871, p. 829.

3) N. Lewakoffski, Ueber den Einfluss des Wassers auf das Wachsthum der Stengel und Wurzeln einiger Pflanzen. Gelehrte Schrift. kais. Univers. Kasan 1873. Russ.-vgl. Just. 1873, p. 594.

4) K. Perseke, Formveränderung der Wurzel in Wasser und Erde. Leipzig 1877. Dissertation.

5) Scott und Wager, On the floating Roots of Sesbania aculeata Pers. Annals of Botany, Vol. I, 1888.

Hypericaceae.

Hypericum brasiliense Choisy.

Capparidaceae.

Cleome spinosa L.

Euphorbiaceae.

Caperonia heteropetaloides Müller Arg.

Labiatae.

Hyptis 2 spec.
Lycopus europaeus.

Mimosaceae.

Mimosa cinerea Vell.
Neptunia oleracea Lour.

Papilionaceae.

Sesbania marginata Bth.
„ aculeata Pers.
Lotus uliginosus Schk.
Phaseolus multiflorus Willd.

II.

Onagraceae.

Jussiaea peruviana L. (Fig. 1—12, Taf. XXIII—XXV).

Diese Art, bei welcher ich das in Frage stehende Gewebe zuerst beobachtete, kommt bei Blumenau in Sa. Catharina in sumpfigen Tümpeln vor und bildet niedriges Gesträuch, das zuweilen Mannshöhe erreicht. Aeltere holzige Stengel erreichen mehrere Centimeter Dicke. Die Aeste legen sich nieder und treiben nach oben zahlreiche Laubtriebe, nach unten in den Schlamm lange, dicht mit fadendünnen Seitenwurzeln bedeckte Adventivwurzeln. Alle holzigen Stengeltheile, soweit sie im Wasser oder im Schlamm sich befinden, sind nun in gleicher Weise wie auch die ausgewachsenen Adventivwurzeln bekleidet mit einer dicken Schicht von Aërenchym (Fig. 1, Taf. XXIII, Habitusbild), welchem die Reste der in Längsspalten aufgeplatzten und abgestorbenen primären Rinde als braune Fetzen zum Theil noch auflagern. Das Aërenchym reisst, da es wie Borke von innen nach aussen wächst, ebenfalls der Länge nach auf; es ist von spongiöser weicher Beschaffenheit, lässt sich leicht abschälen und erscheint schneeweiss durch die in dem intercellularen Lacunensystem

vorhandene Luft. Sein Durchmesser übertrifft den des Stengels resp. der Wurzel in der Regel um das Mehrfache. Nach der Grenze des Wasserspiegels zu vermindert sich allmählich die Dicke des Aërenchymmantels an den Stengeln und Aesten, welche weiter aufwärts in der Luft in normaler Weise von der primären Rinde oder von Kork, je nach dem Alter, bekleidet sind.

Der junge Stengel besitzt eine ca. acht Zelllagen dicke primäre Rinde, deren äussere Lagen dicht zusammenschliessen, während die inneren durch Intercellulargänge aufgelockert sind. Die schmale Phloëmzone ist von der Rinde abgegrenzt durch einen unterbrochenen Ring von Sklerenchymfasergruppen. An der Innenseite der Xylemzone sowie im Marke regellos zerstreut befinden sich zahlreiche wohlentwickelte Phloëmbündel. Ueberhaupt sind bicollaterale Gefässbündel charakteristisch sowohl für die Onagraceen als auch für die verwandten Lythraceen.

In etwas älteren Stengeln beginnt zwischen dem Sklerenchymring und dem äusseren Phloëm die Bildung eines Phellogens aus der unmittelbar innerhalb des ersteren Ringes gelegenen parenchymatischen Zellschicht, dem sog. „Pericykel“ v. Tieghem's. Das Phellogen erzeugt an den in der Luft befindlichen Stammtheilen einen mehrschichtigen Kork (Fig. 2, Taf. XXIV), welcher die primäre Rinde später sammt den Sklerenchymbündeln absprengt.

Die submersen Stengeltheile zeigen den Luftstengeln gegenüber bald bemerkenswerthe Unterschiede. Das primäre Rindenparenchym hat an denselben nur eine kurze Dauer; seine Zellen lassen grosse Intercellulargänge zwischen sich frei, die infolge der Einwirkung des Mediums sich nach und nach vergrössern; zugleich strecken sich manche Rindenzellen sehr stark in radialer Richtung und durch diese beiden Momente wird schliesslich das Aufreissen der Epidermis und der äusseren Rinde herbeigeführt, so dass also das mit Luft erfüllte intercellulare Lacunensystem direct mit dem flüssigen Medium in Berührung kommt. Indessen dringt das Wasser nicht in die Lufträume ein.

Das Phellogen bildet sich auch hier zwischen dem Sklerenchymring und dem Phloëmring aus und erzeugt zunächst mehrere regelmässige Lagen radial gereihter dünnwandiger flacher Zellen. Während von aussen nach innen davon eine Lage nach der anderen in

Aërenchym sich umwandelt (Fig. 3), erzeugt das Phellogen stets neue Lagen von innen nach aussen. Schon in der 3. oder 4. Lage beginnen sich die Zellen auf dem Querschnitt abzurunden, indem sie in den Kanten Intercellulargänge entwickeln. Die Ausbildung der einzelnen Zelllagen zu Aërenchym geschieht nun in der Weise, dass etwa die Hälfte der Zellen in radialer Richtung lange, rundum freie, cylindrische Zellbalken ausstreckt, während mit den gestreckten Zellen ungestreckt bleibende abwechseln. Da die cylindrischen radialen Fortsätze einer Lage alle gleiche Länge erreichen, so kommt bei der concentrischen Lagerung der aus dem Phellogen erzeugten Zelllagen hier ein sehr regelmässiger Aufbau des Aërenchyms aus einzelnen Zonen zu Stande, welcher schon mit unbewaffnetem Auge in Folge der ausserordentlichen Länge der Zellbalken sich bemerkbar macht. Letztere bleiben mit ihren äusseren Enden in Verbindung mit der nächst äusseren Aërenchymlage.

Auf radialen Längsschnitten constatirt man, dass die Aërenchymzellen etwa dreimal so hoch wie breit sind, und dass die Zellbalken in der Breite der Zellen aus der Mitte der äusseren Wand hervorgestülpt werden. Sonst bietet der Längsschnitt im Wesentlichen das gleiche Bild wie der Querschnitt (Fig. 4, Taf. XXIV).

Die ungestreckt bleibenden Zellen bilden mit den Fussstücken der gestreckten eine Art Scheidewand, welche aber nicht geschlossen ist, sondern in der Tangentialansicht von grösseren und kleineren Intercellulargängen durchbrochen erscheint, so dass ein einheitlicher Zusammenhang des ganzen intercellularen Durchlüftungssystems hergestellt wird (Fig. 5). Fig. 6 zeigt die nicht ganz regelmässige Vertheilung der Zellbalken im Tangentialschnitt.

Die Wandung der Aërenchymzellen ist sehr dünn, hinterlässt bei Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure ein äussert zartes Häutchen als Auskleidung, ähnlich wie die an die grossen Intercellulargänge der Wasserpflanzen stossenden Parenchymzellen zurück, das mit der primären Zellmembran in genetischem Zusammenhang stehen dürfte; sie färbt sich ferner mit Jodjodkali und verdünnter Schwefelsäure blauviolett und enthält keine verkorkte Lamellen. Der Inhalt besteht in einem äusserst zarten Plasmawandschlauch, Zellkern, winzigen Leucoplasten und wasserklarem Zellsaft, niemals aber in Luft.

Die Streckung einer Zelllage zu einer Aërenchymzone geschieht nicht immer gleichmässig auf dem ganzen Umfang des betreffenden Stengels, sondern beginnt in der Regel von einem Punkte aus und pflanzt sich dann rechts und links weiter fort. Bei der Streckung wird zunächst die primäre Rinde gesprengt; sie lagert schliesslich in abgestorbenem Zustand in Längsfetzen dem spongiösen weissen Gewebe auf. Da aber eine grosse Zahl von Aërenchymlagen nach und nach gebildet wird, so reissen auch die äusseren derselben wie bei der Borkenbildung der Waldbäume der Länge nach ein (Fig. 7a u. b), denn der tangentiale Verband der Zellschichten kann, trotzdem die radial ungestreckt bleibenden Zellen sich weiter nach aussen zu tangential etwas strecken, infolge der enormen Länge der radialen Zellbalken nicht innegehalten werden. So tritt das Durchlüftungssystem in directe Berührung mit dem Wasser. Die Luft muss aber infolge von Adhäsion sehr fest in ihren Räumen haften, weil kein Wasser eintritt. Die äussersten Schichten des Aërenchyms erscheinen zusammengedrückt und zum Theil abgestorben, wie dies bei der Zartheit des Gewebes zu erwarten ist.

Die Wurzelbildung ist bei Jussiaea peruviana L. bei Vegetation im Wasser eine höchst eigenartige. Die Pflanze erzeugt nämlich dimorphe Wurzeln, solche, die nach unten in den Schlamm gehen und die Aufnahme von Nährsalzen vermitteln, und solche, die senkrecht nach oben bis zur Wasseroberfläche gehen (vergl. das Habitusbild Fig. 1). Diese Erscheinung schliesst sich an die ähnlichen Vorkommnisse bei verschiedenen Mangrovebäumen, Avicennia, Laguncularia racemosa[1]), Sonneratia[2]), sowie bei gewissen Palmen, Pandaneen, Saccharum officinarum, Cyperus textilis, Luffa amara[3]), ferner bei Taxodium distichum an, welche alle sogenannte „aërotropische Wurzeln“ erzeugen.

Was zunächst die Schlammwurzeln anbetrifft, so entspringen dieselben in grosser Menge an den niederliegenden Stengeln der Pflanzen als lange, oft verzweigte Adventivwurzeln, die dicht mit

1) H. Schenck, Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa. Flora 1889.

2) K. Göbel, Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. deutsch. bot. Gesellschaft 1886.

3) L. Jost, Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. 1887.

haardünnen Seitenwürzelchen büschelartig besetzt sind. Der axile Strang wächst in die Dicke und wird holzig. Frühzeitig beginnt an den Adventivwurzeln die Bildung von Aërenchym, das dieselben wie den Stengel mit einer dichten Hülle, besonders nach der Basis zu, umkleidet, den Durchmesser des axilen Gefässbündelstranges um das Mehrfache übertrifft und in Längsrissen aufplatzt (Fig. 8, Taf. XXIV).

Eine Besonderheit in der Bildung des Aërenchyms zeichnet aber die Wurzeln auch der noch unten zu besprechenden übrigen Jussiaea-Arten gegenüber allen anderen mit solchem Gewebe versehenen Wurzeln aus und zwar besteht sie darin, dass das gesammte primäre Rindenparenchym zunächst in Aërenchym durch Streckung umgewandelt wird, genau in derselben Weise wie die aus dem Phellogen hervorgegangenen Zelllagen (Fig. 9, 10, Taf. XXIV). Sodann entsteht aus dem Pericykel ein Phellogen, welches die Aërenchymbildung fortsetzt in directem Anschluss an das Rindenparenchym, so dass ältere Wurzeln genau dieselben Verhältnisse wie die Stengel zeigen. Auch die Schutzscheide wandelt sich in Aërenchym um (Fig. 11 a, Taf. XXV), sie ist blos der Lage nach als solche charakterisirt.

Dass bei den Jussiaea-Wurzeln das Rindenparenchym sich an der Aërenchymbildung betheiligt, scheint mir dadurch ermöglicht zu sein, dass dasselbe in der jungen Wurzel auf dem Querschnitt ausserordentlich regelmässig in radialen Reihen und concentrischen Schichten, mit vierkantigen Intercellularen zwischen den Zellen, angeordnet ist und nach Form und Beschaffenheit der Zellen völlig den zunächst aus dem Phellogen hervorgegangenen, noch ungestreckten Zelllagen gleicht. Die Parenchymzellen sind zwei- bis viermal so hoch wie breit. Die Zahl der Lagen ist verschieden, je nach der Dicke der Wurzel, an mittelstarken Wurzeln etwa gleich 12.

Die Streckung beginnt in der drittäussersten Parenchymlage; die subepidermale Schicht bildet mit der niedrigen Epidermis den Abschluss nach aussen. Beide Schichten wachsen anfangs unter Theilung durch Radialwände geschlossen mit, bis sie einreissen. Die zweite Parenchymschicht besteht aus kleinen, im Querschnitt rundlichen Zellen, die sich nicht weiter verändern. Mehr oder weniger regelmässig wechseln in den Aërenchymlagen die radial gestreckten mit den in dieser Richtung ungestreckten Zellen ab. Da in der Wurzel der axile Strang ungleich dünner ist wie der Holz-

körper des Stengels, so ist klar, dass auch die äusseren Aërenchymzonen in tangentialer Richtung weit mehr gespannt werden. Den Verband stellen für diese Richtung die radial ungestreckt bleibenden Zellen her, indem sie in derselben Weise tangentiale Verbindungsbalken nach einer Seite hin ausstrecken, wie die radial gestreckten dies für die radiale Richtung thun. Schliesslich findet aber doch ein Einreissen in mehreren Längsspalten statt, wodurch dann auch das intercellulare Lacunensystem der Wurzel direct mit dem Wasser in Berührung tritt.

Auf Längsschnitten constatirt man wiederum, dass die gestreckten Theile der Aërenchymzellen nur eine Art von Ausstülpung aus der Mitte der Zellen derselben, mithin diese die Figur eines liegenden ⊢ mit nach innen gerichtetem Kopf besitzen.

Die zahlreichen dünnen Seitenwürzelchen der langen, in den Schlamm gehenden Adventivwurzeln entwickeln kein Aërenchym; sie haben entsprechend ihrem geringen Durchmesser nur einige wenige Schichten von Rindenparenchym und einen sehr zarten axilen Strang.

Die zweite Form von Wurzeln, welche bei Lebensweise im Wasser auftritt, bezeichne ich als „aërotropische Wurzeln“. Sie sind einfach oder verzweigt mit nach oben gerichteten Seitenwurzeln, werden verschieden lang, je nach der Tiefe des Wassers (ca. 6 bis 10 cm), sind nach der Spitze zu dünner und bestehen grösstentheils aus einem sehr lockeren und zarten, weissen Aërenchym, das den sehr dünnen axilen Strang umgiebt. Letzterer besteht aus englumigen, sehr zartwandigen Elementen, enthält nur wenige Gefässe (2—3 in jedem Xylemstrahl) und verdickt sich nicht nachträglich, sondern bleibt auf einem frühen Stadium der Ausbildung stehen. Infolgedessen sind diese Wurzeln ausserordentlich schlaff und werden nur passiv durch den Zug der in ihnen enthaltenen Luft nach oben in vertikaler Richtung im Wasser gehalten. Dennoch möchte ich sie als „aërotropische Wurzeln“ bezeichnen, da sie durch den Ort ihrer Entstehung und ihre ganze Bildung darauf hinzielen, ihre Spitze zur Wasseroberfläche gelangen zu lassen. Die zahlreichen, weissen, wurmförmigen Wurzeln, die alle in einem mit Jussiaea peruviana bewachsenen Tümpel zur Oberfläche sich erheben, gewähren einen höchst sonderbaren Anblick (vergl. Fig. 1, Taf. XXIII).

Fig. 12, Taf. XXV zeigt den Querschnitt durch die innere Partie

einer solchen Wurzel. Das Aërenchym geht hier nur aus der primären Rinde hervor, die bis auf einige wenige im Umkreis des axilen Stranges ungestreckt bleibende Lagen in solches verwandelt wird. Die Bildung vollzieht sich ganz in derselben Weise wie an den Schlammwurzeln (vergl. Fig. 9 und 10), die radialen Zellbalken aber werden hier weit länger. Die Epidermis und die supepidermale Parenchymschicht geht frühzeitig durch Einreissen zu Grunde und auch die äussersten Aërenchymlagen werden infolge ihrer Zartheit verschoben und verfilzt. Nachträgliche Weitererzeugung von Aërenchym aus einem Phellogen findet, soweit meine Beobachtungen reichen, bei den aërotropischen Wurzeln nicht statt. Der Pericykel bleibt unverändert.

Es erscheint auffallend, dass dasselbe Gewebe sowohl durch die Thätigkeit des Phellogens secundär gebildet werden, als auch durch directe Umwandlung der jungen primären Rinde entstehen kann, wie die Jussiaea-Wurzeln lehren. Diese zweierlei Entwickelungsweise kommt nach meinen Erfahrungen nur in letzterer Gattung vor und erklärt sich wohl aus der regelmässigen Lagerung der zartwandigen Parenchymzellen, die völlig mit den aus dem Phellogen zunächst erzeugten, noch ungestreckten Zellen übereinstimmen. Es muss somit die eingangs gegebene Charakterisirung des Aërenchyms als eines Erzeugnisses des Phellogens für obigen Fall modificirt werden, wenn man nicht das aus dem Rindenparenchym hervorgegangene Aërenchym besonders bezeichnen will. Von streng morphologischem Standpunkt aus müsste dies gefordert werden, von biologischem Standpunkt aus empfiehlt sich eine gemeinsame Bezeichnung. Ich möchte aber nicht die Bezeichnung Aërenchym auf alles lacunöse Parenchym der Sumpf- und Wasserpflanzen ausgedehnt wissen. —

Exemplare obiger Jussiaea-Art, die ich an trockenem Standort bei Blumenau fand, zeigten keine Spur von Aërenchym, sondern an dessen Stelle Kork in mehrschichtiger Ausbildung, aus einem in gleicher Weise an der Aussengrenze des Phloëms innerhalb der Sklerenchymbündel gelegenen Phellogen im Stengel entstanden. Die Sklerenchymbündel werden mit der primären Rinde vorgeschoben und schliesslich abgeworfen. Auch kann es vorkommen, dass Exemplare, die auf bald feuchtem, bald trockenem Boden wachsen, abwechselnd

Aërenchym bilden, das dann durch Kork wieder abgeschlossen wird.

Auf die biologische Bedeutung der im Obigen beschriebenen Organe und Gewebe werde ich am Schlusse zurückkommen. Hier sei nur bemerkt, dass sie wohl wesentlich von der Pflanze erzeugt werden, um den Gasaustausch an den im Schlamm oder Wasser steckenden Theilen zu erleichtern, vor Allem um Sauerstoff für die Athmung zu gewinnen.

Jussiaea pilosa H. B. K.

Exemplare dieser Art fand ich in seichten Tümpeln bei Theresopolis in der Serra dos Orgãos bei Rio als kleine Sumpfsträucher. Sie verhält sich ganz ebenso wie Jussiaea peruviana bezüglich der Bildung und Gestaltung des Aërenchyms an Stamm und Wurzeln. Letztere sind ebenfalls dimorph. An den beobachteten Exemplaren befanden sich lange, mit Aërenchymmantel umkleidete, horizontal im Schlamm verlaufende Nährwurzeln, welche reihenweise in grosser Zahl die weissen, schlaffen, spongiösen aërotropischen Wurzeln zur Oberfläche entsenden. Diese Wurzeln erreichten bis 16 cm Länge bei etwa 5 mm Durchmesser in den unteren Theilen, und waren häufig verzweigt mit aufrechten, sich gleich verhaltenden Seitenwurzeln.

Der axile Strang dieser Wurzeln ist wie bei Jussiaea peruviana im Vergleich zu den im Schlamm steckenden Nährwurzeln sehr dünn, besteht grösstentheils aus dünnwandigen Markzellen, enthält wenige dünnwandige kleine Gefässe, ist somit auf einem frühen Stadium der Entwickelung stehen geblieben und kann kaum für die Zuleitung von Nährstoffen für die Pflanze in Betracht kommen. Auch hier bildet sich das Aërenchym aus dem primären Rindenparenchym allein, es findet keine Weiterbildung aus dem ungetheilt bleibenden Pericykel statt. Der axile Strang hat nach der vollendeten Differenzirung der Wurzel wesentlich die Bedeutung einer zugfesten Construction für das im Wasser fluthende Organ.

Jussiaea suffruticosa L.

Sumpfstrauch oder Sumpfstaude, bei Queluz in Prov. Minas Geräes gefunden, erzeugt ebenfalls eine mächtige Schicht von Aërenchym an Stamm und Wurzeln in derselben Weise wie Jussiaea peruviana. Aërotropische Wurzeln waren an den betreffenden, auf sumpfigem

Boden gewachsenen Exemplaren nicht zu bemerken, doch ist damit nicht gesagt, dass diese Art sie bei Lebensweise im Wasser nicht erzeugen könnte.

Ferner schliessen sich hier an in Bezug auf gleiches Verhalten:

Jussiaea octonervia Lam. und Jussiaea longifolia DC., beide bei Blumenau beobachtet. Aërotropische Wurzeln scheinen ihnen zu fehlen. Letztere Art wächst häufig an Flussufern, auf feuchtem Lehmboden. An den gesammelten Exemplaren war das Aërenchym nur in etwa 2 mm dicker Schicht vorhanden. Auch waren die radialen Zellbalken bedeutend kürzer wie bei J. peruviana. Exemplare von trockenem Standort bilden nur Kork aus.

Jussiaea elegans Camb.,
in Flussuferkies bei Theresopolis in der Serra dos Orgãos gesammelt, zeigte ebenfalls entsprechend dem Standort nur sehr schwache Entwickelung des Gewebes.

Jussiaea repens L.
hat eine ausserordentlich weite Verbreitung in allen wärmeren Ländern der Erde und ist eine formenreiche Art. Martins [1]) giebt sowohl von J. repens als auch von J. grandiflora Mich., die er als Varietät zu repens zieht, Habitusbilder. Die krautigen Stengel kriechen auf dem Boden von Tümpeln und entsenden nach oben aufsteigende flottirende Triebe, die mit ihren oberen Theilen sammt den in den Blattachseln entspringenden Laubtrieben über das Wasser sich erheben. Die Pflanze erzeugt lange, in den Schlamm gehende Nährwurzeln mit zahlreichen haardünnen Seitenwürzelchen und aërotropische Wurzeln, die sog. „vessies natatoires“ Martins, welche an den Knoten der flottirenden Zweige zu mehreren entstehen, frei nach oben im Wasser zur Oberfläche streben, gewöhnlich 2 cm lang sind, aber von 1—5 cm Länge variiren, und cylindrische, nach oben verlängert kegelförmig zugespitzte Gestalt besitzen.

Die aërotropischen Wurzeln von Jussiaea repens v. grandiflora (Mich.) Martins [2]) sind in gleicher Weise gebaut, wie bei Jussiaea peruviana und pilosa. Die Wurzelhaube wird frühzeitig

1) Martins, l. c. Pl. I u. II.

2) Professor Flahault in Montpellier hatte die Güte, frisches Material der Pflanze nach Bonn zu senden, wofür ich ihm besten Dank ausspreche.

abgeworfen, der axile Strang ist sehr zartwandig, pentarch, mit 1 bis 2 Gefässen in den Xylemstrahlen; ca. 4—5 sehr dünnwandige concentrische Parenchymlagen umgeben den Strang, während alles übrige Rindenparenchym bis auf die gesprengte Epidermis und subepidermale Lage in der oben beschriebenen Weise in sehr lockeres Aërenchym umgewandelt ist[1]).

Die in den Schlamm herabgehenden langen Adventivwurzeln zeigten ebenfalls Aërenchymbildung; dieselbe war aber an den untersuchten Exemplaren noch nicht weit vorgeschritten und hatte noch nicht zur Zerreissung der Epidermis und subepidermalen Schicht geführt, welche eine geschlossene Hülle bilden und in tangentialer Richtung durch Theilung mitwachsen, wenn die Peripherie durch die Streckung der Parenchymlagen zu Aërenchym vergrössert wird. Die zweitäusserste Parenchymlage bleibt ungestreckt, dagegen zeigten sich von der dritten an 4—5 Lagen in der charakteristischen Weise zu Aërenchym differenzirt.

Der Stengel ist krautig, besitzt ein grosses Mark, einen schmalen Xylemring, bicollaterale Vertheilung von Xylem und Phloëm; die Rinde wird durchzogen von im Querschnitt polygonalen Luftgängen, die durch einschichtige Längssepten getrennt sind. Von Aërenchymbildung zeigten die untersuchten Stengel keine Spur. Indessen tritt dieselbe an älteren Stengeln von Jussiaea repens ein, wie aus der Abbildung der Pflanze bei Martins (pl. II) hervorgeht.

Bei Cultur der Pflanze ausserhalb des Wassers auf trockenem Boden tritt keine Bildung von aërotropischen Wurzeln aus den Knoten des aufsteigenden Stengels ein.

Martins betrachtet die spongiösen aërotropischen Wurzeln als Schwimmorgane oder „vessies natatoires“. Ich komme weiter unten auf die Bedeutnng derselben zurück.

---

1) Die anatomische Structur der luftführenden Wurzeln der Jussiaea repens ist bei Martins ungenau dargestellt. Besser ist die Beschreibung bei Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868, p. 152; seine Fig. 24 A trifft aber nicht für die von mir untersuchten Jussiaea-Wurzeln zu, indem der tangentiale Verband der Fussstücke der radial gestreckten Zellen im Wesentlichen durch radial ungestreckte aber mit tangential ausgestülpten Zellarmen versehene Zellen bewerkstelligt wird. Vergl. meine Fig. 12, Taf. XXV.

Jussiaea repens bildet eine kleinblättrige und -blüthige Varietät, β minor Micheli, die ich in feuchten Gräben bei Itajahy, Prov. Sa. Catharina, als kleines kriechendes Kräutchen fand. Aërotropische Wurzeln hatte dieselbe dem Standort entsprechend nicht erzeugt. Die dünnen Schlammwurzeln besassen ein etwa 7 Lagen mächtiges Rindenparenchym in sehr regelmässiger Anordnung. Beginn einer Aërenchymbildung zeigte sich nur darin, dass die unter der eine geschlossene Hülle darstellenden Epidermis und subepidermalen Lage und der ungestreckt bleibenden zweitäussersten Lage befindliche dritte Parenchymschicht durch Ausstreckung radialer Zellarme sich zu einer Aërenchymzone differenzirt hatte.

Der krautige Stengel besitzt einen schmalen Xylemring, eine Rinde mit grossen Luftgängen von polygonalem Querschnitt, und an der Aussengrenze des dünnen Phloëmringes, innerhalb der Schutzscheide und der dieser angelagerten vereinzelten Sklerenchymfasern ein Phellogen, dass sich in radialer Richtung zweimal getheilt hatte. An älteren Stengeln dürfte sich aus dieser Anlage je nach den äusseren Bedingungen Kork oder Aërenchym bilden.

Jussiaea natans H. B.

fand ich in Tümpeln bei Pernambuco. Sie ist ähnlich wie die viel kleinere Salvinia natans eine freischwimmende krautige Wasserpflanze mit langen, horizontal unter der Wasseroberfläche schwimmenden Stengeln, welche abwechselnde, kurzgestielte, kreisförmige, etwa 4 cm Durchmesser erreichende Schwimmblätter in dichter Aufeinanderfolge erzeugen. Von hinten stirbt die Pflanze langsam ab, aus den Blattachseln erzeugt sie Seitensprosse, die schliesslich zu selbstständigen Individuen werden. Die Wurzeln sind wie bei Jussiaea repens L. dimorph; jeder Knoten entsendet eine grössere Anzahl nach abwärts gehender Adventivwurzeln, die dicht mit haardünnen Seitenwürzelchen besetzt sind und als Nährwurzeln im Wasser flottiren, ferner mehrere (etwa fünf) kurze, bis 2 cm lange, 5 mm dicke, oblonge, zugespitzte, spongiöse, aërotropische Wurzeln, welche nach oben gerade oder schräg sich richten und mit ihren Enden meist die Wasseroberfläche erreichen. Micheli[1]) bezeichnet sie als „vesiculae oblongae obconicae acutae, 8—10 mm longae, 3—5 mm latae“ und Martius[2])

1) Micheli in Flora bras. XIII_2.

2) Beibl. zur Flora XXII, p. 61.

hat dieselbe Species wegen der Form der Wurzeln als Jussiaea helminthorhiza bezeichnet.

Die Structur der Nährwurzeln ist dieselbe wie an jüngeren Wurzeln von J. peruviana. Der axile Cylinder besteht aus zartwandigen Elementen, besitzt viele Gefässstrahlen (gewöhnlich acht), die aber alle nur aus einem kleineren und einem grösseren Gefäss bestehen, ein grosses Mark, dünnwandiges Pericambium und Schutzscheide. Wie bei allen Jussiaea-Wurzeln ist auch hier das primäre Rindenparenchym ausserordentlich regelmässig in concentrische (incl. Schutzscheide 16) und radiale Reihen angeordnet, wovon sich die äusseren von der dritten bis zur siebenten in Aërenchym (wie bei J. peruviana, Fig. 10) durch Streckung umwandeln. Die weiter einwärts gelegenen Parenchymlagen dagegen strecken sich nicht, sondern behalten ihre auf dem Querschnitt rundliche Form bei und lassen kleinere, vierkantige Intercellulargänge zwischen sich offen. Alle Zellen sind zartwandig. Die Epidermis und subepidermale Schicht reissen schliesslich in Längsspalten auf. Die haardünnen Seitenwürzelchen haben einen äusserst zarten axilen Strang; ihr Parenchym besteht nur aus etwa 2—3 Lagen und erzeugt kein Aërenchym.

Die spongiösen aërotropischen Wurzeln bilden das Rindenparenchym bis zur Schutzscheide um in Aërenchym, welches viel lockerer gebaut ist als an den Nährwurzeln, indem sich die radialen Zellbalken hier etwa noch einmal so lang strecken.

Der krautige Stengel hat ganz ähnlichen Bau wie bei der zur gleichen Familie gehörenden Trapa natans. Alle Elemente sind dünnwandig, das Rindengewebe von der Dicke des halben Radius, mit zahlreichen Intercellularen von der Grösse der Zellen auf dem Querschnitt, der Xylemring wie bei allen Wasserpflanzen reducirt, 2—3 Gefässe in radialer Richtung enthaltend. Sowohl auf Aussen- als Innenseite des Xylemringes befinden sich schmale Phloëmzonen, und auch in der Achse ist in dem grossen Marke ein isolirtes Siebbündel vorhanden. Nirgends entsteht im Stengel ein Phellogen oder eine Andeutung von Aërenchym.

Hervorzuheben ist, dass überhaupt die mit krautigen Stengeln versehenen Jussiaeen im Gegensatz zu den mit holzigen an den Stengeln meist kein Aërenchym ausbilden, sondern sich in gleicher

Weise wie die krautigen Wasserpflanzen verhalten, indem sie grosse Intercellularen im Parenchym entwickeln. Ferner ist zu bemerken, dass an allen Wurzeln der krautigen Arten, ebenso wie auch an den aërotropischen der holzigen keine Weiterbildung des Aërenchyms aus einem im Pericykel entstandenen Phellogen statthat, was wohl damit zusammenhängt, dass alle diese Wurzeln kein oder nur ein sehr schwaches Dickenwachsthum des axilen Stranges aufweisen und von vergänglicher Existenz sind.

Es werden sich bei näherer Untersuchung jedenfalls noch viele aquatische und amphibische Arten der grossen Gattung den oben genannten anschliessen lassen. So erwähnt Rosanoff [1]), dass er ausser bei J. repens, grandiflora, auch bei J. linifolia und diffusa schwammige Wurzeln im Petersburger Herbar gesehen habe.

Oocarpon jussiaeoides Micheli,

eine Sumpfstaude aus der Provinz Minas, wo sie von Warming am See Lagoa Santa gesammelt wurde. Die Abbildung der Pflanze in der Flora brasiliensis XIII_2 tab. 36 zeigt den Stengel unterwärts mit einer mächtigen Aërenchymschicht umkleidet, welche den Durchmesser des Holzkörpers etwa um das Fünf- bis Sechsfache übertrifft. An einem von Herrn Professor Warming gütigst mitgetheilten trockenen Stengelstück konnte ich constatiren, dass das Aërenchym sich ebenso wie bei Jussiaea aus regelmässigen concentrischen Zonen aufbaut, die entsprechend der Dicke der Hülle in grosser Anzahl gebildet werden. Auf Radialschnitten liessen sich über 80 solcher Zonen, von denen etwa 9 auf 1 mm kommen, zählen. Die Hülle ist wie Borke in tiefe Längsspalten aufgerissen.

Epilobium hirsutum L.[2]) (Fig. 13, Taf. XXV).

Exemplare, welche an Bachufern mit den unteren Theilen des Stengels im Wasser wuchsen, zeigten Bildung von Aërenchym. Das Phellogen entsteht am Stengel auch hier an der Aussengrenze des Weichbastringes unmittelbar innerhalb des Sklerenchymringes aus dem Pericykel und erzeugt ein ziemlich mächtiges Aërenchym (Fig. 13),

---

1) Rosanoff l. c. Bot. Ztg. 1871, p. 856.

2) Lewakoffski (l. c. vergl. Just, bot. Jahresber. 1873, p. 594) hat bereits an dieser Art, sowie an Lycopus europaeus und zwei Arten Lythrum das spongiöse Gewebe bemerkt und giebt an, dass dasselbe aus dem „Cambium" entstände, was indessen nicht zutrifft.

das in seiner Form bedeutend von dem gleichen Gewebe der Jussiaeen abweicht. Es besteht nämlich nicht aus regelmässigen concentrischen Zonen, sondern erscheint auf dem Querschnitt als ein lockeres, ziemlich regelloses Gewebe. Die Zellen einer jeden aus dem Phellogen hervorgehenden Zelllage strecken sich ungleichzeitig zu verschiedener Länge in radialer Richtung (bis 4 oder 5 Mal so lang als breit, manche bleiben ungestreckt) und lösen sich seitlich bis auf kleine Berührungsflächen von einander los. Im Allgemeinen lässt sich die radiale Reihung der Zellen noch eine Strecke weit verfolgen. In den äusseren Theilen des Aërenchymmantels dagegen werden die Zellen mehr oder weniger verschoben.

Der radiale Längsschnitt liefert genau dasselbe Bild wie der Querschnitt, da die Phellogonzellen gleiche Höhe und Breite haben und die Streckung von der ganzen Zelle ausgeführt wird, nicht wie bei Jussiaea von einer Ausstülpung. Die Zellen haben zarte unverkorkte Wände und denselben Inhalt wie bei Jussiaea. Sehr zerstreut findet man in dem Gewebe rundliche Zellen mit kleinen Raphidenbündeln. Letztere sind im Weichbast ebenfalls zerstreut anzutreffen.

Die primäre Rinde reisst, wenn die Aërenchymbildung vor sich geht, auf und lagert schliesslich zugleich mit den Sklerenchymringstücken der Hülle aussen als braune Fetzen auf.

An der Wurzel entsteht das Phellogen aus dem Pericykel und erzeugt ein Aërenchym, das verschieden von dem des Stengels aus concentrischen Lagen sich aufbaut. Von jeder Lage bleiben nämlich abwechselnd mehrere Zellen ungestreckt, während die übrigen sich radial um das Mehrfache der Breite strecken. Die gestreckten Zellen correspondiren in den einzelnen Lagen miteinander und bilden so zusammenhängende radiale Zellreihen durch das ganze Gewebe in derselben Weise, wie die weiter unten beschriebene Cuphea aperta.

Pflanzen von trockenem Boden, die in's Wasser Anfangs Juni gepflanzt wurden, zeigten nach etwa vier Wochen schon alle submersen Theile mit einer ansehnlichen Aërenchymschicht umkleidet.

Wächst Epilobium hirsutum auf feuchtem Boden, so bildet sich an den im Boden steckenden verholzten Theilen eine Art Uebergang zwischen normalem Kork und Aërenchym. Die aus dem Phellogen

hervorgegangenen Zelllagen sind nämlich nur zum Theil verkorkt, und zwischen je zwei geschlossenen verkorkten Lagen schieben sich in der Regel zwei Lagen unverkorkter Phelloidlagen ein, deren Zellen auf dem Querschnitt abgerundet erscheinen und Intercellulargänge zwischen sich lassen (vergl. die Fig. 21, Taf. XXVI der sich ähnlich verhaltenden Cuphea aperta). Die Phelloidlagen können sich zu einer schmalen Zone von Aërenchym strecken, das aber nur von kurzer Dauer ist und abstirbt. So sieht man dann ausserhalb des lebendigen Periderms mehrere einschichtige Korkhäute, die durch abgestorbene schmale Aërenchymzonen von einander getrennt sind.

Auch der Kork, der sich an dem im Wasser wachsenden Exemplar zunächst über dem Wasserspiegel ausbildet, zeigt dieses intermediäre Verhalten.

Epilobium roseum Retz.

Exemplare aus nassem Schlammboden hatten Aërenchym in der Dicke von ca. 2 mm und von der gleichen Form wie bei obiger Art entwickelt.

Epilobium palustre L.
erzeugt ebenfalls unter der aufreissenden Rinde eine dünne Aërenchymhülle.

Lythraceae.

Lythrum Salicaria L. (Fig. 14—19, Taf. XXV—XXVI).

Aërenchym tritt sehr zeitig an den im Frühjahr sich entwickelnden, überwinterten Sprossen auf, wenn dieselben am Rande von Teichen oder Flüssen im Wasser stehen, und bekleidet schliesslich als dicker Mantel die submersen Theile des Stengels und die älteren Wurzeln.

Dagegen bildet die Pflanze an allen an der Luft befindlichen Stengeltheilen Kork aus, welcher an der Aussengrenze des Weichbastes unmittelbar innerhalb des unterbrochenen Sklerenchymringes angelegt wird und die ganze primäre Rinde abwirft. Geräth nun ein mit Kork bekleidetes Exemplar, das sich auf trockenem Boden entwickelt hat, nachträglich mit den unteren Theilen in Wasser, so wird die Korklage an diesen gesprengt, indem sich unter ihr aus dem Phellogen Aërenchym entwickelt.

Fig. 14 giebt den Querschnitt durch den jungen Luftstengel, Fig. 15 durch den Kork, welchem aussen noch die Reste des Sklerenchymringes und zum Theil der abgeworfenen primären Rinde anhaften.

An jungen submersen Stämmen tritt zunächst eine Auflockerung des primären Rindenparenchyms ein durch Bildung grosser intercellularer Lacunen, die durch Streckung mancher Zellen, zum Theil auch durch Zusammenschrumpfen anderer hervorgehen. Dann entwickelt sich unter dem Sklerenchymring das Phellogen, dessen Thätigkeit die Anlage des Aërenchyms in Form mehrerer noch ungestreckter Zelllagen, in denen sich bald enge Intercellularen zeigen, erzeugt. Von aussen nach innen geht dann durch Streckung aus diesen stetig vermehrten Lagen das Aërenchym hervor, welches frühzeitig das Aufreissen der primären Rinde, die in Fetzen der spongiösen Hülle noch lange anhaftet, bewirkt.

Die Form des Aërenchyms ist eine wesentlich andere als bei Epilobium hirsutum, und schliesst sich mehr an das Verhalten der Jussiaeen an durch den Aufbau aus mehr oder weniger regelmässigen concentrischen Zonen (Fig. 16, Taf. XXVI). Die Zellen haben zweierlei Form, zum Theil sind sie radial bedeutend (oft um das 16fache der Breite) gestreckt, zum Theil ungestreckt. Die ersteren bilden regelmässige, durch das ganze Gewebe sich hindurchziehende radiale Reihen, die letzteren zwischen ihnen liegenden stellen den tangentialen Verband der Fussstücke der ersteren her. Auf Querschnitten zählt man zwischen den radial gestreckten 1—6 und mehr ungestreckte Zellen, auf Radialschnitten (Fig. 17, Taf. XXV) dagegen gewöhnlich nur 1 oder 2. Die Streckung vollzieht sich innerhalb der einzelnen Lagen nicht so regelmässig wie bei Jussiaea, weshalb dis Aërenchymzonen auf dem Querschnitt oft schiefen oder geschlängelten Verlauf zeigen. Auf Tangentialschnitten (Fig. 18) constatirt man, dass die Septen von Intercellularen, die die Communication des Lacunensystems bewerkstelligen, durchsetzt werden.

Je nach dem Standort erscheint das Gewebe bald dichter, bald lockerer. Unter Wasser strecken sich die Zellen bedeutend, in feuchtem Schlamm weniger. Zuweilen ist mitten im Aërenchym ein Septum verkorkt, und zwar sind es die ungestreckten Zellen allein, welche verkorken, während die gestreckten mit Jodjodkali und ver-

dünnter Schwefelsäure auf Cellulose reagiren. Da der Kork von Lythrum Salicaria abwechselnde Phelloid- und Korklagen enthält und da das Aërenchym dem Phelloid als gleichwerthig angesehen werden kann, so wiederholt sich hier gewissermaassen die Zusammensetzung des Korkes. Wahrscheinlich ist, dass äussere Verhältnisse, wie Sinken und Steigen des Wasserspiegels, einen Einfluss auf diese Differenzirung haben.

Die Wurzeln von Lythrum Salicaria bilden aus dem Pericykel Aërenchym von gleicher Beschaffenheit wie am Stengel. —

Exemplare, welche im Wasser eine dicke Hülle von Aërenchym gebildet hatten, wurden mehrere Wochen auf trockenem Boden cultivirt. Die Folge davon war, dass das schwammige Gewebe vertrocknete und zu einer bräunlichen Haut zusammenschrumpfte. Das aus dem Phellogen hervorgegangene, noch nicht gestreckte mehrschichtige Gewebe, aus dem unter Wasser sich das Aërenchym bildet, schliesst sich nach aussen gegen die abgestorbenen Theile des letzteren ab, indem die äusserste geschlossene Lage verkorkt (vergl. Fig. 19, Taf. XXVI). Darunter folgen einige Lagen, deren Zellen auf dem Querschnitt abgerundet sind und kleine Intercellularen haben, zum Theil auch in radialer Richtung ganz von einander losgelöst sind. Diese Partie wird von einer verkorkten Lage nach innen abgegrenzt. Bei Behandlung mit Jodjodkalium und verdünnter Schwefelsäure färben sich die Wände der verkorkten Schichten gelblich, die übrigen sowie die verschrumpften Reste des Aërenchyms dagegen blauviolett. Die nicht verkorkten wenigen Lagen zwischen den beiden verkorkten entsprechen einem Trennungsphelloid (v. Höhnel). Das Ganze stellt eine Art Uebergang zwischen Kork und Aërenchym dar.

Lythrum virgatum L.

Auf dem trockenen Land erwachsene Exemplare, welche etwa drei Wochen lang in einem Wasserbassin cultivirt wurden, zeigten Aërenchymbildung an den submersen Stengeltheilen und älteren Wurzeln. Die primäre Rinde war aufgeplatzt und lagerte in Fetzen dem weissen spongiösen Gewebe auf, das wie bei L. Salicaria geformt ist. An Landexemplaren gleichen Alters war Korkbildung bereits eingetreten.

Cuphea aperta Köhne (Fig. 20—21, Taf. XXVI).

Kleiner Zwergstrauch oder Halbstrauch Brasiliens, welcher gerne

an Gräben oder feuchten Orten wächst. An den submersen Stengeltheilen bildet sich Aërenchym in gleicher Weise wie bei Lythrum aus dem unmittelbar innerhalb des Sklerenchymringes an der Aussengrenze des Weichbastes entstehenden Phellogen. Die Form des Gewebes (Fig. 20) ist ebenfalls die gleiche wie bei Lythrum, mit dem Unterschied, dass die radialen Zellbalken sich nicht so bedeutend strecken, mithin die Aërenchymzonen schmäler bleiben. Die Dicke der Hülle erreicht mehrere Millimeter.

In der Region oberhalb des Aërenchyms bemerkt man Uebergangsformen zu Kork, welcher im Uebrigen die Luftstengel umkleidet. Fig. 21 zeigt, dass wie bei Fig. 19 von Lythrum zwischen den Korklagen sich Phelloidlagen mit Intercellularen einschieben, die gewissermaassen die Anlage des Aërenchyms vorstellen. Es können sich diese Phelloidlagen in der Uebergangsregion sogar zu schmalen Aërenchymzonen, die aber bald wieder absterben, strecken, so dass man ausserhalb des lebendigen Periderms, wie bei Epilobium hirsutum, einige einschichtige Korkhäute mit dazwischenliegenden abgestorbenen Aërenchymresten antrifft.

Dem Kork haften aussen noch die abgestorbenen Reste der Sklerenchymfasern an, die primäre Rinde wird gänzlich zerstört.

An den Wurzeln entsteht Aërenchym aus dem Pericykel, das zu einem Phellogen wird. Die Schutzscheide und primäre Rinde wird im Verlaufe der Bildung gesprengt und lagert in Fetzen dem spongiösen Gewebe auf, das hier bedeutend dichter als am Stengel gebaut ist, da die radiale Streckung nur eine geringe ist. — Cuphea hat wie Lythrum und Heimia bicollaterale Gefässbündel.

Cuphea Balsamona Cham. et Schl.

Ebenfalls Zwergstrauch Brasiliens, der auf trockenem Standort nur Kork, auf sumpfigem Aërenchym wie vorige Art bildet.

Cuphea ingrata Cham. et Schl.

verhält sich ebenso, und noch manche der zahlreichen Arten der Gattung mögen sich hier anschliessen.

Heimia myrtifolia Cham. et Schl. (Fig. 22, Taf. XXVI).

Kleiner Strauch, häufig an Wegrändern, auf Wiesen, in der sog. Capoeira, also an trockenen Standorten bei Blumenau in Sa. Catharina. Kork wird aus einem in gleicher Weise wie bei Lythrum entstandenen Phellogen erzeugt. Ein Exemplar, das an feuchtem

Standort gewachsen war, zeigte indessen auch schwache Aërenchymbildung an dem untersten, etwa 1 cm dicken Theile des durch sehr festes Holz ausgezeichneten Stammes. Ein Querschnitt durch das Periderm ergab, dass zu äusserst zerstörte Zellschichten sich befanden, darunter folgte eine geschlossene, zwei Lagen starke Korkschicht, darunter lockeres Aërenchym in schmaler Zone (Fig. 22). Zugleich zeigt Fig. 22, dass in dem secundären Phloëm, das grösstentheils aus parenchymatischen Elementen mit eingestreuten kleinen Sklerenchymfasergruppen besteht, die Phellogenbildung sich wiederholt, auf tiefere Schichten übergreift, da die kleine Sklerenchymgruppe sich ausserhalb des angelegten Phellogens befindet.

Auch an älteren Wurzeln zeigt sich schwache Aërenchymbildung aus dem Pericykel.

Melastomaceae.

Rhynchanthera dichotoma DC. (Fig. 23, Taf. XXVI und Fig. 24, Taf. XXVII).

Diese Sumpfstaude, die ich in Tümpeln bei Theresopolis in der Serra dos Orgãos antraf, liefert ein vorzügliches Beispiel für das Auftreten von Aërenchym, das hier, sehr mächtig entwickelt und viele Lagen bildend, die submersen Stengeltheile und älteren Wurzeln mit einer dicken schwammigen Hülle bedeckt, welche am Stamm einige Centimeter Durchmesser erreicht und in grossen Längsspalten wie Borke aufreisst.

Das Phellogen entsteht am Stamm an der Aussengrenze der Phloëmzone innerhalb der innersten Rindenschicht, die der Lage nach als Schutzscheide aufgefasst werden kann. Ein Sklerenchymring fehlt. Das Aërenchym ist sehr locker aus regelmässigen Zonen aufgebaut und schliesst sich in seiner Form im Wesentlichen an Lythrum Salicaria an. Die in radialen und concentrischen Reihen angeordneten Zellen sind zweigestaltig, radial gestreckt oder ungestreckt. Die ersteren bilden durch das ganze Gewebe hindurch radiale zusammenhängende Zellreihen, welche als Gerüstbalken fungiren. Wie sich aus Fig. 23 und 24 ergiebt, erscheinen die radialen Zellbalken der gestreckten Zellen, welche im Querschnitt die ganze Breite der Zelle einnehmen, im Längsschnitt als Ausstülpungen aus dem mittleren Theil der Zelle. Auch nach der Axe des Stengels zu

stülpt sich die Mitte ein wenig aus und befindet sich dort in Verbindung mit dem äusseren Ende einer gestreckten Zelle der nächst inneren Aërenchymzone.

Die radial ungestreckten Zellen von rundlichem Querschnitt befinden sich in verschiedener Zahl zwischen den viel breiteren gestreckten eingelagert und stellen die tangentiale Verbindung der Fussstücke derselben her, während sie sich in radialer Richtung von einander lagenweise losgelöst haben und so grosse, im Querschnitt vierseitige Lacunen bilden. Diese Zellen bleiben in tangentialer Richtung noch mit einander in Berührung, bilden aber offene, intercellulare Durchgangsstellen durch Auseinanderweichen an ihren oberen und unteren Enden.

Auf dem radialen Längsschnitt bietet das Gewebe einen anderen Anblick als auf dem Querschnitt, da die Phellogenzellen mehrmals höher wie breit sind und in der Längsrichtung sich zwischen die gestreckten Zellen nur ein oder zwei ungestreckte Zellen einschieben. Zellwand und Zellinhalt ist wie bei den schon oben beschriebenen Gewächsen beschaffen.

An der Wurzel bildet sich das Phellogen wiederum an der Aussengrenze des Phloëms aus dem Pericykel und erzeugt ein ebenso wie am Stengel gestaltetes Aërenchym in dicker Schicht; die radialen Strebezellen bleiben hier aber kürzer. —

Rhynchanthera cordata DC.

Kleiner Sumpfstrauch aus der Provinz Minas. Exemplare in feuchtem Schlammboden gewachsen zeigten nur schwache Entwickelung des Aërenchyms. Die Anlage ist gerade wie bei voriger Art, die Strebezellen aber sind nur sehr wenig gestreckt, so dass das Gewebe verhältnissmässig fest gefügt erscheint. Es steht zu erwarten, dass unter Wasser die Streckung der Zellen auch bei dieser Art eine viel bedeutendere sein wird. —

Acisanthera variabilis Triana (Fig. 25 und 26 Taf. XXVII).

Ein kleines Sumpfkraut Brasiliens, mit unterwärts verholzendem Stengel, welches im Wasser oder feuchten Schlammboden an den unteren Theilen Aërenchym entwickelt. Fig. 25 giebt den Querschnitt durch einen jungen Stengel an der submersen unteren Partie. Zwischen dem Phloëmring und der dickwandigen Schutzscheide hat sich ein Phellogen entwickelt, das mit der Erzeugung von Aërenchym

soeben begonnen hat. Epidermis, primäre Rinde und Schutzscheide werden später in gewohnter Weise gesprengt. Die Form des Aërenchyms ist auf Quer- und Längsschnitt die gleiche wie bei Rhynchanthera. Da sich die radialen Strebezellen aber nicht so bedeutend strecken wie bei letzterer, so ist das Gewebe compacter. Bemerkenswerth ist, dass das untersuchte Exemplar aus dem Phellogen einige schutzscheidenähnliche Lagen von ungestreckten Zellen mit secundärer Celluloseverdickung zwischen den Aërenchymlagen ausgebildet hatte (vergl. Fig. 26). Die betreffenden Zelllagen erschienen durch das innerhalb gelegene Aërenchym zum Theil schon zersprengt. Vielleicht verursacht ein Wechsel in den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts diese Bildung.

Aeltere Wurzeln werfen ihre, von grossen radial gestellten Luftgängen durchzogene primäre Rinde ab infolge der unter ihr aus dem Pericykel eintretenden Aërenchymbildung; doch ist letztere nur eine geringe, da die Wurzeln keine grosse Dicke erreichen. —

Hypericaceae.

Hypericum brasiliense Choisy (Fig. 27 und 28 Taf. XXVII).

Staude mit unterwärts verholzenden Stengeln vom Habitus des Hypericum pulchrum, an sumpfigen Stellen in der Provinz Minas auftretend.

Das Phellogen des Stengels entsteht hier an der inneren Grenze des Rindenparenchyms dicht ausserhalb des Ringes von Oelgängen, die sich an der Peripherie der Phloëmzone in grösserer Zahl in einem Kreis angeordnet vorfinden, und erzeugt an den Luftstengeln mehrschichtiges, aus abwechselnden Kork- und Pelloidlagen bestehendes Phellem, das die primäre Rinde abwirft (Fig. 28).

Unter Wasser oder in feuchtem Schlamm bildet sich aus demselben Phellogen Aërenchym, das auf Quer- und Längsschnitten gleichen Anblick bietet, da die Phellogenzellen gleiche Höhe und Breite besitzen. Es besteht, ähnlich wie bei Epilobium hirsutum, aus radial zu verschiedener Länge gestreckten Zellen, die sich seitlich oder auch vorn oder hinten von einander lösen und nur mit kleinen Berührungsflächen in regelloser Weise zusammenhängen.

Eigenthümlich ist, dass die Aërenchymhülle der untersuchten Exemplare von Strecke zu Strecke (vergl. Fig. 27), von concentrischen, völlig geschlossenen Lagen ungestreckter und verkorkter Zellen durchsetzt wird. Somit lässt das Aërenchym eine ähnliche Zusammensetzung erkennen wie der Kork, indem die Phelloidlagen des letzteren dort durch die unverkorkten Aërenchymzonen vertreten sind. Es ist nicht ausgeschlossen, dass diese Abwechslung von Aërenchym und Korklagen durch wechselnde äussere Bedingungen hervorgerufen wird, was durch Culturversuche noch festzustellen wäre. Das Aërenchym besass an den untersuchten Exemplaren nur einige Millimeter Durchmesser, die äusseren Schichten waren wie gewöhnlich geschrumpft, die primäre Rinde zerstört oder noch in abgestorbenen Fetzen erkennbar.

Auch in dem schwachen Aërenchymbeleg älterer Wurzeln, deren Phellogen wiederum aus dem Pericykel entsteht, fand ich die Aërenchymzonen durch geschlossene einschichtige Korklagen wie im Stengel unterbrochen. Die jungen Wurzeln besitzen grosse Luftgänge in dem Parenchym, wie alle in feuchtem Medium wachsenden Wurzeln.

Capparidaceae.

Cleome spinosa L.

Der holzige Stengel dieses kleinen Strauches, von dem ich Exemplare an einem sumpfigen Standort bei Pernambuco sammelte, zeigte an den unteren Theilen Aërenchymbildung; das Phellogen entsteht an der Aussengrenze des Phloëms unmittelbar ausserhalb der dicken Sklerenchymbündel und erzeugt nach aussen radial sich mehr oder weniger streckende Zellen, die sich seitlich bis auf kleine Berührungsflächen loslösen. Die Zellen des Phellogens theilen sich nicht wie gewöhnlich durch parallele Tangentialwände, sondern die Wände sind schiefgestellt, die Zellen ungleich gross, so dass auch das Aërenchym eine unregelmässige Anordnung erhält. Reste der aufgerissenen Rinde und von anfangs gebildeten Korklagen bedecken das spongiöse Gewebe aussen, das nur schwach entwickelt war.

Labiatae.

Lycopus europaeus L. (Fig. 29, Taf. XXVII).

Junge Pflanzen, welche halb submers wuchsen, zeigten Anfangs Juni an der submersen Partie des Stammes die Rinde in einzelnen Längsrissen aufgespalten und angeschwollen infolge von Entwickelung von grossen Intercellulargängen und von radialer Streckung einzelner Rindenzellen. Diese Erscheinung, welche zu einer directen Communication des Durchlüftungssystems mit dem umgebenden Wasser, das aber nicht in die Spalten eindringt, führt, geht der Aërenchymbildung voraus. Aeltere, einige Fuss höhere Exemplare, die Anfangs Juli untersucht wurden, hatten das spongiöse Gewebe in dicker Hülle gebildet, und zwar aus einem Phellogen, das wiederum seinen Ursprung in dem äusseren Theile des Phloëmrings innerhalb des dort befindlichen Kreises von isolirten Sklerenchymplatten nimmt. Letztere werden sammt der aufgespaltenen primären Rinde vorgeschoben und lagern als Fetzen aussen an.

Aus dem thätigen Phellogen geht zunächst eine mehrere Zelllagen dicke Zone junger, etwas abgerundeter, schon mit engen Intercellularen versehener Aërenchymzellen hervor (Fig. 29), in denen auch noch nachträglich tangentiale Scheidewände auftreten können. Nach aussen zu strecken sich die Zellen radial, lösen sich bis auf kleine Berührungsflächen los und bilden so ein Gewebe von gleicher Beschaffenheit wie bei Epilobium hirsutum (Fig. 13, Taf. XXV). Da die Phellogenzellen gleiche Höhe und Breite haben, so bietet der Längsschnitt die gleiche Ansicht wie der Querschnitt. Aeltere Wurzeln erzeugen gleichfalls Aërenchym und zwar aus dem Pericykel.

Hyptis.

Bei einer nicht näher bestimmten Hyptis-Art aus der Gruppe der fasciculata Bth., einem bei Blumenau in Sa. Catharina an feuchten Orten vorkommenden Sumpfstrauch, war an den unteren Theilen des dicken holzigen Stengels eine schwache Hülle von Aërenchym zu bemerken.

Das Phellogen entsteht wie bei Lycopus am jungen Stengel innerhalb der Sklerenchymfasergruppen; die Form des Aërenchyms ist ebenfalls die gleiche wie bei diesem.

Die dünne Aërenchymhülle war an dem untersuchten Exemplar aussen durch eine verkorkte Verschlussschicht abgeschlossen, ausserhalb welcher abgestorbene Reste von älterem Aërenchym sich vorfanden. Es scheint somit, dass das betreffende Exemplar unter verschiedenen Bedingungen vegetirt hat.

Aus dem Vergleich von jüngeren mit älteren Stengeln ergiebt sich, dass die Phellogenbildung wiederholt in weiter einwärts gelegenen Partien des secundären Phloëms eintritt, denn an alten Stengeln sieht man das gesammte secundäre Phloëm sehr regelmässig aus radialen aus dem Cambium hervorgegangene Reihen, in denen auch die secundär erzeugten Siebröhren und Bastfasergruppen liegen, zusammengesetzt, und diese Zellreihen setzen sich radial direct in die Reihen des Phellogens und seiner Producte fort. In dem primären Phloëm des jungen Stengels ist diese Anordnung nicht vorhanden, so dass also dasselbe mit der Zeit abgeworfen worden sein muss.

Aeltere Wurzeln zeigen gleiches Verhalten wie die Stengel.

Eine andere Hyptis-Art (Hyptis Gaudichaudii Bth.?) von Rio de Janeiro besass ebenfalls an den in feuchtem Schlamm steckenden holzigen Stengeltheilen und dickeren holzigen Wurzeln unter den Resten der primären Rinde eine schwache Aërenchymhülle, die wie bei Lycopus und obiger Hyptis-Art gebildet wird.

Es mögen noch manche Arten der vielgestaltigen Gattung mit gleichem Verhalten hier anzureihen sein.

Euphorbiaceae.

Caperonia heteropetaloides Müller Arg. (Fig. 30—33, Taf. XXVII und XXVIII).

Exemplare dieser ca. 3—4 Fuss hohen, aufrechten, wenig verzweigten Staude sammelte ich in einem sumpfigen Tümpel bei Queluz, Provinz Minas.

Der Stamm entwickelt unter Wasser ein sehr mächtiges Aërenchym, das den Durchmesser des Holzkörpers um das Vier- oder Fünffache an Dicke übertrifft (Fig. 30a und b), wie Borke der Länge nach tief aufgespalten ist und eine schon etwas über dem Wasserspiegel beginnende keulenförmige Anschwellung des Stengels bewirkt. Die Rinde des Stengels ist dicht mit steifen, borstenförmigen, fast

stacheligen Emergenzen besetzt und reisst an der Uebergangsstelle in Längsspalten ein. Weiter abwärts sieht man die Längsfetzen der primären Rinde sammt den Emergenzen dem Aërenchym aussen noch aufsitzen, bis schliesslich noch tiefer an der Basis des Stammes dieselbe ganz abgeworfen und zerstört erscheint.

Fig. 31 stellt den Beginn der Aërenchymbildung an einem jungen Seitenast in der am Wasserspiegel befindlichen Partie dar. Danach entsteht das Phellogen an der Aussenseite des unterbrochenen Sklerenchymfaserringes aus der inneren Rinde. Das Aufreissen der Epidermis und des unter ihr befindlichen Collenchymringes wird zuerst hervorgerufen durch locale Vergrösserung der Rindenlacunen und durch starke Streckung einzelner Zellen der Rinde, während die zwischen den so entstehenden Längsrissen befindlichen Theile der primären Rinde unverändert bleiben und erst durch das aus dem Phellogen sich bildende Aërenchym vorgeschoben werden und allmählich absterben.

Die Form des fertigen, in dicker Lage erzeugten Aërenchyms schliesst sich mit einigen Differenzen an diejenige von Lythrum oder Rhynchanthera an. Die Zellen sind zum Theil radial gestreckt (vergl. Quersch. Fig. 32, Taf. XXVIII, Längssch. Fig. 33, Taf. XXVII), zum Theil in dieser Richtung ungestreckt und ordnen sich zu concentrischen Zonen in nicht sehr regelmässiger Weise an, da die radiale Streckung und die Abhebung der einzelnen Lagen nicht gleichzeitig im ganzen Umfang des Phellogens vor sich geht. Auch strecken sich die Strebezellen häufig in radialer Richtung auch etwas nach innen, wodurch die den tangentialen Verband herstellenden ungestreckten Zellen oft verschoben werden. Die Streckung vollzieht sich in Form von Ausstülpungen, die zwar die Breite der Zellen einnehmen, aber nicht die ganze Höhe umfassen, wie aus dem Längsschnitt hervorgeht. Zellwand und Zellinhalt sind wie bei Jussiaea beschaffen.

Das Phellogen erzeugt nach innen (Fig. 32) zwei Lagen zartwandiger, zum Theil Kalkoxalatdrusen führender Phellodermzellen.

Der Hauptstengel der Pflanze besitzt an den oberen, in der Luft befindlichen Theilen unter der Epidermis sehr dickwandiges Collenchym, in das Streifen grünen Rindengewebes abwechselnd eindringen. Normaler Weise entsteht an demselben und seinen Zweigen kein Kork; nur wo die Rinde verletzt ist, findet Abschluss durch Korkbildung

statt. Die Adventivwurzeln der untersuchten Exemplare zeigten nichts von Aërenchymbildung, dagegen im Rindenparenchym zwischen Schutzscheide und hypodermaler Lage regelmässige, radial gestellte Luftgänge, entstanden durch Auseinanderweichen und theilweises Schrumpfen von Parenchymzellen. Vielleicht tritt das Aërenchym erst an älteren Wurzeln auf. —

Mimosaceae.

Mimosa cinerea Vellozo (Fig. 34—37, Taf. XXVIII).

Niederliegender, am Rande von Tümpeln oder auf sumpfigen Wiesen kriechender kleiner Strauch mit horizontalen Stengeln, welche abwechselnde, etwa Decimeter lange aufrechte, doppelt gefiederte Blätter, und aus deren Achseln ebenso lange Inflorescenzstiele mit je einem rothen Blüthenköpfchen erzeugen. Exemplare wurden bei Cabo frio, Prov. Rio de Janeiro, gesammelt.

Gedeiht die Pflanze am Rande eines Grabens oder Tümpels, so wachsen die Stengel in's Wasser hinein und breiten sich auf dessen Oberfläche aus. Oft ragen nur die obersten Theile der Blätter und die Inflorescenzen aus dem Wasser hervor, und die Stengel, Blatt- und Blüthenstiele bedecken sich dann bis zum Spiegel mit einer dicken, aussen eingerissenen weissen spongiösen Hülle.

Das Phellogen entsteht am Stengel sowohl wie am Blattstiel, abweichend von dem Verhalten der bisher beschriebenen Arten, aus der subepidermalen Lage des Rindengewebes. Die Aërenchymbildung aus dem Phellogen beginnt an einzelnen Stellen, an denen die Epidermis in Längsrissen aufgesprengt wird (Fig. 34, 35) und greift dann allmählich auf den ganzen Umfang des Organs über. Das fertige, in dicker Schicht vorhandene Gewebe ist verhältnissmässig fest gefügt und besteht aus radial langgestreckten cylindrischen Zellen, die wie bei Epilobium hirsutum und Lycopus europaeus bis auf kleine Berührungsflächen sich von einander losgelöst haben, nicht in regelmässigen concentrischen Zonen sich anordnen, aber die radiale Reihung noch erkennen lassen (Fig. 36). Nach innen erzeugt das Phellogen einige Lagen dünnwandigen Phelloderms.

Die Reste der gesprengten Epidermis erkennt man aussen selbst noch an älteren Stengeln.

Die liegenden Stengel erzeugen auf der Unterseite lange Adventivwurzeln, die bei beginnendem Dickenwachsthum, von der Basis angefangen, ebenfalls Aërenchym bilden. Aber auch an der Oberseite des Stammes sah ich kurze, senkrecht nach oben wachsende Würzelchen hervorkommen. Ob dieselben sich später wie die Wurzeln von Jussiaea verhalten, also sich mit Aërenchymmantel umgeben und ihre Spitzen zur Wasseroberfläche strecken, habe ich nicht beobachten können.

In der Adventivwurzel bildet sich das wie am Stengel gestaltete Aërenchym in gewohnter Weise aus dem Pericykel, und zwar beginnt derselbe von einzelnen Stellen aus seine Thätigkeit. Schutzscheide, primäres Rindenparenchym und Epidermis werden vorgeschoben und zersprengt (Fig. 37, Taf. XXVIII).

Aehnlich wie bei Acisanthera variabilis und bei Hypericum brasiliense fand ich mitten in dem Aërenchym des Stammes und der Wurzel des untersuchten Exemplares eine geschlossene, ein- bis zweischichtige Lage von nicht gestreckten und verkorkten Zellen eingeschoben, ausserhalb welcher das Gewebe zum Theil schon abgestorben erschien. Ich vermuthe, dass diese Verschlussschicht von dem Phellogen zu einer Zeit gebildet wurde, wo die Pflanze kurze Zeit ausserhalb des Wassers sich befand, und dass bei Wiederversenkung die Aërenchymbildung von Neuem begonnen hatte.

Neptunia oleracea Loureiro.

(Nach Baker = Desmanthus natans Willd., wie Scott und Wager [1]) mittheilen.)

Rosanoff [2]) hat zuerst die eigenthümlichen sog. Schwimmorgane dieser Pflanze, die er unter dem Namen Desmanthus natans Willd. kennt, untersucht und die Bildung des schwammigen Gewebes derselben aus dem Phellogen erkannt. Seine Resultate werden im Wesentlichen bestätigt durch Scott und Wager.

Rosanoff erzog die Pflanze aus Samen. Junge, auf den Grund eines Bassins versenkte Pflanzen legen ihr Stengelende auf die Wasser-

1) Scott and Wager, On the floating-roots of Sesbania aculeata Pers. Annals of Botany, Vol. I, Febr. 1888.

2) Rosanoff, Ueber den Bau der Schwimmorgane von Desmanthus natans Willd. Bot. Ztg. 1871, c. tabl.

oberfläche und entwickeln 3—8 schwimmende Internodien, während die jüngsten Stengeltheile gleich den älteren in's Wasser gesenkt bleiben. Die schwimmenden Internodien sind mit einem dicken Mantel schwammigen Gewebes umhüllt, dessen Oberfläche kantig und längsgefurcht ist (vergl. Abb. bei Rosanoff).

Dieses Gewebe ist eine secundäre Bildung und entsteht aus einem sich in der dritten oder vierten Zelllage unter der Epidermis bildenden Phellogen. Weder die Wände des Phellogens, noch des von Scott und Wager als „Floating tissue“ bezeichneten fertigen spongiösen Gewebes geben Korkreaction. Die Zellen des letzteren sind dünnwandig, enthalten einen zarten Primordialschlauch, einen Kern, Stärkekörnchen und klaren Zellsaft, aber nie Luft; sie sind radial bedeutend gestreckt, zum Theil auch mit schwachen seitlichen Ausbuchtungen versehen, und das Gewebe ist viel lockerer als bei Mimosa cinerea.

Eigenthümlich ist, dass dieses Aërenchym gegen Ende der Vegetation zu Grunde geht und die Internodien sich durch normalen wenigschichtigen Kork, der aus demselben Phellogen seinen Ursprung nimmt, abschliessen.

Scott und Wager haben in richtiger Weise die morphologische Aequivalenz ihres „Floating tissue“ mit dem Periderm anderer Leguminosen hervorgehoben und die Unterschiede bezeichnet. Ferner verweisen sie auf die Aehnlichkeit der Anlage des Schwimmgewebes mit dem Bildungsgewebe der Lenticellen, worauf ich weiter unten noch zurückkommen werde.

Der Güte des Herrn Prof. Göbel in Marburg verdanke ich Alcoholmaterial der Pflanze. Den Angaben von Scott und Wager füge ich hinzu, dass auch die älteren Adventivwurzeln, die in Büscheln aus den Knoten entspringen, Aërenchym von gleicher Form wie am Stengel erzeugen, welches allerdings nicht in so dicker Schicht entwickelt ist. Es entsteht unter der Schutzscheide aus dem Pericykel und führt im Verlaufe seiner Bildung zur baldigen Sprengung der primären Rinde in Längsfetzen, die aussen dem Gewebe anhaften und meist noch lebendige Zellen enthielten.

Papilionaceae.

Sesbania marginata Bth. (Fig. 38, Taf. XXVIII).

Dieser schönblüthige Strauch, den ich sehr häufig an sumpfigen Stellen bei Itajahy an der Küste von Sa. Catharina antraf, bildet in typischer Weise Aërenchym, das als dicke weisse Hülle die submersen Stammtheile und älteren Wurzeln umkleidet.

Der junge Stamm besitzt ein aus 8—10 Lagen auf dem Querschnitt rundlicher Zellen bestehendes primäres Rindenparenchym und innerhalb desselben an der Aussengrenze des Phloëmringes eine grössere Zahl von Sklerenchymfaserbündeln. In dem Weichbast sowie an der Innengrenze des Xylems verlaufen Secretgänge, welche im Phloëm stets innen an die Sklerenchymgruppen gelagert erscheinen.

Wächst der Stamm in die Dicke, so dehnen sich die Rindenparenchymzellen in die Quere und theilen sich vorwiegend durch Radialwände. Hier und da reisst die Epidermis ein und es bildet sich an solchen Stellen aus dem unterlagernden Parenchym eine Phellogenschicht, die die Wände durch Kork abschliesst.

An den submersen Stammtheilen beginnt schon an jungen Pflanzen die Rinde in Längsrissen aufzuplatzen dadurch, dass die Parenchymzellen sich radial strecken und die Intercellulargänge sich vergrössern. Unter diesen Rissen entsteht in tieferen Parenchymschichten unregelmässiges Phellogen, das beiderseits bis zur Epidermis reicht und nach aussen zu rundliche, in radialen Reihen stehende dünnwandige Zellen erzeugt. Solche Stellen machen den Eindruck von lenticellenartigen Gebilden.

Bald aber wird der grösste Theil des primären Rindengewebes durch eine regelrechte Aërenchymentwickelung, die ihren Ursprung aus einem in der zweiten oder dritten Parenchymlage ausserhalb der Sklerenchymfaserbündel entstehenden Phellogen nimmt, abgeworfen. Die Sklerenchymbündel werden aussen von einer Lage Parenchym mit grossen Kalkoxalatkrystallen bedeckt. Das Phellogen (vergl. Fig. 38) erzeugt nach innen einige Lagen (5—7) von Phelloderm, mit engen Intercellularen, nach aussen eine mächtige Lage von lockerem Aërenchym, das aus radial mehr weniger gestreckten, mit einander nur mit kleinen Berührungsflächen zusammenhängenden dünnwandigen Zellen besteht. Die Form des Gewebes, das auf

Quer- und Längsschnitten gleichen Anblick gewährt, ist im Wesentlichen dieselbe wie bei Epilobium hirsutum. Einzelne Zellen strecken sich nicht radial, sondern in der äusseren Partie des Gewebes in tangentialer Richtung.

Die äussersten Schichten des Aërenchyms werden nach Abwerfung der Rinde durch Druck verschoben, zusammengepresst, aber überall steht das Intercellularsystem des Aërenchyms mit zahlreichen Poren in directer Communication mit dem umgebenden Medium.

Die jungen Adventivwurzeln haben ein durch Luftgänge aufgelockertes Parenchym. Erst an älteren Wurzeln tritt Aërenchym auf, das in derselben Weise wie am Stengel geformt ist. Auch scheidet das Phellogen nach innen einige Lagen von zartwandigem Phelloderm ab, dessen Zellen den übrigen parenchymatischen Elementen der Phloëmzone gleichgeformt sind und sich bei weiterem Dickenwachsthum der Wurzel durch Radialwände wie letztere theilen. Das Phellogen scheint auch hier aus dem Pericambium hervorzugehen, doch fehlten mir die passenden Stadien zur sicheren Entscheidung.

An einigen Wurzeln der Sesbania sah ich abwechselnde Bildung von wenigschichtigen Korkhäuten und von breiteren Aërenchymzonen (ähnlich wie in Fig. 27 bei Hypericum). Diese geschlossenen Häute werden von dem unter ihnen erzeugten Aërenchym abgehoben und allmählich zersprengt.

Sesbania aculeata Pers.

Diese Art, welche einen aufrechten, hoch über das Wasser ragenden Stamm hat, wurde von Scott und Wager[1]) untersucht, nach deren Angaben das von ihnen als „floating tissue“ bezeichnete Aërenchym nur an den Wasserwurzeln der Pflanze erzeugt wird und äusserlich sehr demjenigen des Stammes von Neptunia oleracea gleicht.

Das Pericambium der normal gebauten Wurzel ist anfangs eine Zelllage, später durch tangentiale Theilungen drei Lagen mächtig; die Endodermis ist gut charakterisirt durch die verkorkten Radialstreifen; die primäre Rinde besteht aus abgerundeten Zellen, zwischen denen sehr grosse Luftgänge liegen. Das Phellogen entsteht hier

---

1) Scott and Wager, l. c.

nicht aus dem Pericambium, sondern aus der zweiten oder dritten Parenchymlage ausserhalb der Schutzscheide (vergl. Fig. 3 bei Scott und Wager) und erzeugt nach aussen das „floating tissue", unter Sprengung und Abwerfung des Rindenparenchyms.

Die Zellen sind wie bei obiger Art geformt, die Wände geben die Reaction unveränderter Cellulose. Nur einzelne tanninhaltige Zellen von kugeliger Form, welche in diesem Gewebe sowohl wie in der primären Rinde auftreten, cuticularisiren etwas ihre Wände.

Bezüglich der Entstehung des Phellogens scheint S. aculeata von marginata abzuweichen, da ich bei letzterer keine Spur von verkorkten Schutzscheidenstreifen in den innerhalb des Phellogens liegenden Phloëmparenchymlagen bemerken konnte. Auch geben Scott und Wager nicht an, dass am Stengel Aërenchym sich ausbilde, worin ein weiterer Unterschied beruht.

An den ältesten von Scott und Wager untersuchten Wurzeln war das floating tissue zerstört und abgelöst, „leaving behind the densely-packed cells, immediately outside the phellogen. The walls of these cells then become suberised, so that the old root has a corky periderm of the usual character".

Die Gattung Sesbania liefert somit ein gutes Beispiel für die Homologie von Aërenchym und Kork.

Lotus uliginosus Schk. (Fig. 39, Taf. XXVIII).

Exemplare, die in nassem Boden oder zum Theil im Wasser wachsen, bilden an den submersen Stengeln und Wurzeln Aërenchym. Das Phellogen entsteht an dem dünnen hohlen Stengel ausserhalb des Ringes von isolirten Sklerenchymbündelchen, die die Phloëmgruppen aussen bedecken, aus der innersten Parenchymlage und erzeugt ein ziemlich regelmässiges Gewebe, das aus im Querschnitt abgerundeten, radial kaum gestreckten, dünnwandigen Zellen besteht (Fig. 39), und im Vergleich zu den bis jetzt genannten Arten verhältnissmässig fest gefügt ist, da die Intercellularen verhältnissmässig klein bleiben. In den äusseren Theilen des Gewebes sind manche Zellen tangential gestreckt, eine Folge der bei der Vergrösserung der Peripherie durch das Dickenwachsthum eintretenden Spannung.

Die lockere, wenigschichtige grüne Rinde wird aufgespalten und sitzt in Fetzen dem Gewebe aussen auf. Bemerkenswerth ist, dass die inneren Lagen des Aërenchyms an den im Juli und September

eingesammelten Exemplaren zahlreiche kleine Stärkekörnchen enthielten. Nach aussen zu nimmt der Stärkegehalt bald ab und die äussersten Lagen zeigen nichts davon.

Die Wurzel erzeugt in gleicher Weise Aërenchym aus dem Pericykel.

Phaseolus multiflorus Willd.

Eigenthümlich ist, dass diese keineswegs zu den Sumpfbewohnern gehörige Pflanze Aërenchym an ihren Wurzeln erzeugt, wenn sie in Wasser cultivirt wird. Es geht dies aus der Darstellung von Perseke[1]) hervor. Die in Wasser gezogenen Wurzeln von Phaseolus zeichnen sich durch grössere Intercellularräume des primären Rindenparenchyms aus, das schon an drei Monate alten Wurzeln infolge der Spannung der die luftführenden Räume erfüllenden Gase Risse erhält und schliesslich zerstört wird. „Im Umfang des Fibrovasalstranges entsteht dann durch tangentiale Theilung der Pericambiumzellen eine aus etwa drei Schichten bestehende Korklage interstitienloser Dauerzellen, deren Membranen sich durch Jod und Schwefelsäure braun färben. In weiterer Entwickelung geht aus dem Korkcambium und aus dem den primären Bast umgebenden Bildungsgewebe durch tangentiale Theilung eine sich anfangs polyedrisch begrenzende Gewebeschicht hervor, welche frühzeitig Intercellulargänge erkennen lässt. Durch die fortschreitende Vergrösserung derselben, sowie durch die üppige Zellenvermehrung in diesem luftführenden secundären Rindengewebe wird der Zusammenhang der concentrisch verlaufenden äusseren Korklagen aufgehoben und es entstehen in longitudinaler Richtung Risse, aus denen schon makroskopisch erkennbar lockere weisse Zellenmassen hervortreten. Dieselben umschliessen bei älteren 4—5 Monate alten Exemplaren die gesammte basale Wurzeloberfläche und drängen die äussersten Korklagen weiterhin nach aussen, bis diese mit den ältesten Schichten des lockeren Gewebes völlig abgestossen werden. Die anfangs tangential gerichteten Zellen der inneren Cambiumzone gehen nach aussen hin in die radial gestreckte Form über, offenbar infolge des geringen Widerstandes, welchen sie nach dieser Seite erfahren; sie sind gewöhnlich in radiäre Längsreihen

1) Perseke, Formveränderung der Wurzel in Wasser und Erde. Leipzig 1877, p. 27.

angeordnet und vergrössern sich bedeutend. Die Membranen zeigen zuweilen kurze Ausstülpungen an den Stellen, wo sie zuletzt mit den Nachbarzellen in Zusammenhang waren, und lassen auch in den ältesten Schichten die Cellulosereaction erkennen."

An gleichaltrigen Erdwurzeln erhält sich zum Theil noch die äussere primäre Rinde und Epidermis, es bildet sich eine acht Lagen starke Korkschicht. Das schwammige, wuchernde Gewebe kommt nicht zur Ausbildung.

Desmodium.

Eine Species dieser in Brasilien häufigen Gattung habe ich mit Aërenchymhülle versehen beobachtet, doch fehlt mir Untersuchungsmaterial zu näheren Angaben.

Umbelliferae.

Cicuta virosa L.

Nach Perseke[1]) wird ebenso wie bei Phaseolus die secundäre Rinde der Wurzel von einer mehrschichtigen, aus dem Pericambium entstehenden Korklage eingeschlossen, welche dagegen im Wasser frühzeitig von dem darunterliegenden, hier von grossen Luftlücken erfüllten lockeren Gewebe der secundären Rinde abgestossen wird. Ob dieses lockere Gewebe aus demselben Phellogen wie die Korkhülle oder anderswie entsteht, bedarf noch näherer Untersuchung.

Nachtrag.

Nesaea verticillata.

Nach gütiger Mittheilung von Herrn Pammel in St. Louis, U. S., erzeugt diese an sumpfigen Stellen am Missouri wachsende Lythracee ebenfalls Aërenchym, wenn sie im Wasser steht. Die übersandten Schnitte lehren, dass sich diese Art ebenso wie Lythrum Salicaria verhält bezüglich Anlage und Ausbildung des Aërenchyms. Das Phellogen entsteht an der Aussengrenze des Phloëms aus dünnwandigem Pericykelgewebe. Das fertige Gewebe ist aus mehr oder weniger regelmässig concentrischen Zonen, wie bei Jussiaea und Lythrum etc., aufgebaut.

1) Perseke, l. c., p. 44.

III.

Function des Aërenchyms.

Aus obiger Darstellung ist zunächst hervorzuheben, dass das Aërenchym von Sumpfpflanzen aus den verschiedensten Familien in gleicher Weise und unter gleichen Bedingungen erzeugt wird, woraus gefolgert werden darf, dass es für alle die genannten Fälle ein und dieselbe physiologische Rolle zu übernehmen hat. Die charakteristischen Eigenschaften des Gewebes sind folgende:

1. Die Entstehung aus dem Phellogen. Nur an den Wurzeln der Jussiaeen betheiligt sich auch infolge der regelmässigen radialen und concentrischen Lagerung der dünnwandigen Parenchymzellen die Rinde an seiner Bildung.

2. Die Zellen sind dünnwandig, verkorken nicht ihre Wandung, führen einen sehr zarten Plasmawandschlauch, einen Kern, klaren Zellsaft, winzige Leucoplasten, die in einigen Fällen Stärkekörner erzeugt hatten, enthalten niemals Luft.

3. Die Zellen haften nur mit kleinen Berührungsflächen an einander und lassen zwischen sich grosse, mit Luft erfüllte Intercellularräume frei.

4. Das Gewebe sprengt im Verlaufe seiner Entwickelung die Epidermis und primäre Rinde, wodurch das communicirende Intercellularsystem mit zahlreichen Poren direct mit dem umgebenden Medium in Berührung tritt.

5. Die Luft haftet in dem Gewebe so fest, dass das Wasser durch die kleinen Poren und Risse nicht eindringt.

6. Nach der Form und Anordnung der Aërenchymzellen lassen sich zwei Typen des Gewebes unterscheiden, wovon der eine bei Epilobium hirsutum, Lycopus europaeus, Sesbania marginata etc., der andere bei Jussiaea, Lythrum, Cuphea, Melastomaceen, Caperonia etc. ausgeprägt ist. Ein Vergleich der diesbezüglichen Querschnittsbilder zeigt die Unterschiede; bei dem ersten Typus sind alle Zellen mehr weniger gleichgestaltet, radial gestreckt und nicht in regelmässige Zonen angeordnet, bei dem zweiten Typus dagegen baut sich das Aërenchym auf aus concentrischen, einschichtigen

Zelllagen, die durch radial gestellte Zellbalken verbunden sind. Für die Function des Gewebes ist dieser morphologische Unterschied gleichgültig. Wesentlich für dieselbe ist die Ausbildung eines geräumigen Lacunensystems, das die im Wasser oder Schlamm steckenden Pflanzentheile gleichsam mit einem Mantel von Luft umgiebt.

Zusammensetzung der Luft.

Martins[1]) giebt folgende Zusammensetzung der Luft in den Lacunen der aërotropischen Wurzeln an:

1. Für Jussiaea grandiflora aus 9 Analysen

87,5 Vol. N
12,5 Vol. O
100,0.

2. Für Jussiaea repens aus 5 Analysen

86,3 Vol. N
13,7 Vol. O
100,0.

Mithin enthält die Wurzelluft weniger O als die atmosphärische Luft.

Dahingegen fand Herr Dr. Immendorff, welcher die Freundlichkeit hatte, die aus dem Aërenchym von Lythrum salicaria unter Quecksilber ausgepresste Luft zu prüfen, dass dieselbe bedeutend reicher an Sauerstoff (etwa 30 %) als die atmosphärische Luft ist, und ausser Sauerstoff und Stickstoff noch eine sehr geringe Quantität Kohlensäure enthält. Somit ist vorauszusehen, dass in dem Durchlüftungssystem des Aërenchyms das Verhältniss von Sauerstoff zu Stickstoff ein wechselndes sein wird.

Bezüglich der Art und Weise, wie diese Gase aus dem Medium in die Lacunen des Aërenchyms gelangen, lassen sich nur Vermuthungen aussprechen. Diese Frage bedarf noch der experimentellen Lösung. —

Von den in den Aërenchymintercellularen enthaltenen Gasen ist nur der Sauerstoff für die submersen Theile der Stengel und Wurzeln von Bedeutung, indem er zur Athmung von allen lebendigen Zellen verbraucht wird. Mit einiger Sicherheit darf man daher behaupten,

1) l. c.

dass das Aërenchym ein Gewebe vorstellt, welches den Athmungsbedürfnissen von Pflanzentheilen genügt, die unter Wasser oder im Schlamm stecken, also in Medien, in denen die Sauerstoffzufuhr im Vergleich zu den in der Luft befindlichen Organen wesentlich schwieriger sein muss. Der Sauerstoff dürfte in gelöster Form von den Aërenchymzellen aus durch das Phellogen hindurch zu den inneren Geweben geleitet werden.

Es fragt sich nun, ob in allen Fällen das Aërenchym die ausschliessliche Bedeutung eines die Athmung erleichternden Gewebes besitzt. Bei Neptunia oleracea soll es nach Rosanoff wesentlich als Schwimmorgan fungiren. Ebenso bezeichnete Scott und Wager dasselbe an den Wasserwurzeln von Sesbania aculeata als „floating tissue“, Martins die spongiösen Wurzeln von Jussiaea repens, grandiflora und natans als „vessies natatoires“.

Ich bin der Ansicht, dass ein überall so gleichartig entwickeltes Gewebe auch überall dieselbe Hauptfunction zu erfüllen hat, gebe zwar zu, dass für die Arten, die mit ihren Stengeln im Wasser sich schwimmend halten, oder auch wie Jussiaea natans ganz frei schwimmen, die Schwimmfähigkeit durch das lufthaltige Gewebe erhöht wird, aber nicht bedingt ist.

Die aërotropischen Wurzeln der strauchigen, im Boden festgewurzelten Jussiaea peruviana sowie pilosa fungiren sicher nicht als Schwimmorgane; sie suchen, nach oben gerichtet, den Wasserspiegel auf und nehmen vielleicht auch den Sauerstoff mit ihren Spitzen direct aus der atmosphärischen Luft auf. Die freischwimmende Jussiaea natans stammt ohne Zweifel von einer festgewurzelten, sumpfbewohnenden Form ab. Wir sehen, dass ebenfalls freischwimmende Wasserpflanzen, wie Hydrocharis morsus ranae, Eichhornia crassipes, Pistia stratiotes, Salvinia natans, kein Aërenchym bilden, sondern sich sowohl zur Erreichung der Schwimmfähigkeit als zur Erleichterung der Athmung mit der einfachen Erweiterung der Parenchymintercellularen behelfen, woraus zu schliessen ist, dass Jussiaea natans ebenso gut ohne die eigenthümlichen spongiösen Wurzeln existiren könnte. Diese sind vielmehr durch Vererbung erhalten gebliebene Organe, die immerhin den Pflanzen von Nutzen sind. Zu bemerken ist, dass bei J. natans und auch für gewöhnlich bei J. repens an den krautigen Stengeln Aërenchym nicht

mehr erzeugt wird, sondern die Rinde grosse Intercellularräume entwickelt. —

Die Bildung des Aërenchyms liefert ein vorzügliches Beispiel für den Einfluss äusserer Lebensbedingungen auf die Gewebedifferenzirung der Pflanzen. Das Phellogen obiger Sumpfgewächse besitzt zweierlei Anlagen, und je nach der Beschaffenheit des Mediums wird die eine oder die andere zur Entwickelung gebracht. Was wirkt hierbei als Reizursache? Es ist wenig wahrscheinlich, dass die blosse Berührung der Epidermis mit dem Wasser als solche in Betracht kommt, viel eher wäre zu vermuthen, dass der Sauerstoffmangel der inneren Gewebe das Plasma der Phellogenzellen zur Aërenchymerzeugung veranlasst.

IV.

Verhalten von aërenchymfreien Wasser- und Sumpfpflanzen.

1.

Hauptsächlich sind es Sträucher und Stauden mit verholzenden Stengeln, welche Aërenchym erzeugen. Die grosse Masse der krautigen Wasser- und Sumpfpflanzen entbehrt desselben und erleichtert den Gasaustausch der Gewebe durch einfache Erweiterung der Parenchymintercellularen zu grossen Luftgängen. Die submersen, spaltöffnungsfreien Pflanzen müssen den im Wasser gelösten Sauerstoff direct durch die Epidermis aufnehmen.

2.

Aber auch unter den mit mehr oder weniger holzigen Stengeln versehenen Sumpfstauden oder im Wasser wachsenden Sträuchern giebt es viele, welche kein Aërenchym erzeugen. Dieselben helfen sich nun dadurch, dass sie an den im Wasser oder im Schlamm steckenden Stengeln und älteren holzigen Wurzeln zahlreiche Lenticellen ausbilden und mit Hülfe derselben Gase aus dem Medium aufnehmen. Die im Wasser befindlichen Lenticellen

zeichnen sich aus durch vermehrte Erzeugung der Füllzellen, welche sich in vielen Fällen radial bedeutend strecken und dadurch ein Gewebe erzeugen, das nach Form und Beschaffenheit dem Aërenchym beispielsweise von Lycopus europaeus völlig gleicht. Die Füllzellen quellen gleichsam als weisse, zarte Masse aus der Lenticellenöffnung hervor, während an den in der Luft entwickelten Organen die äusseren Füllzellen sich bald bräunen und absterben. Die Wasserlenticellen stellen somit gewissermaassen eine auf einzelne Stellen beschränkte Aërenchymbildung vor, und wenn man will, kann man ihr Füllzellengewebe auch unter den Begriff des Aërenchyms stellen.

Im Folgenden seien einige Beispiele für derartiges Verhalten angeführt:

Salix viminalis L. vegetirt häufig im Wasser selbst. An den unter Wasser befindlichen Theilen der Triebe sind die Lenticellen bedeutend zahlreicher als weiter aufwärts an der Luft. Während die Luftlenticellen von einer Kappe brauner abgestorbener Füllzellen bedeckt sind, ragt aus den submersen länglichen Lenticellen ein weisses spongiöses Gewebe in Form eines dünnen, bis 2 mm hohen Plättchens hervor. Aus der Epidermis entwickelt sich eine Korkschicht, deren Phellogen auch die Lenticellen erzeugt, indem dasselbe sowohl nach innen als nach aussen hin Zelllagen erzeugt, nach innen ein mehrschichtiges, chlorophyllhaltiges „Phelloderm“, nach aussen fortgesetzt Lagen von rundlichen und sich von einander fast völlig loslösenden dünnwandigen Füllzellen, die nur an den submersen Lenticellen sich in radialer Richtung bedeutend strecken und so ein Gewebe bilden, das im Quer- und Längsschnitt völlig mit dem Aërenchym von Lycopus, Taf. XXVII, Fig. 29, übereinstimmt. Die äussersten Zellen des hervorbrechenden Gewebes sind in der Regel etwas verdrückt und zum Theil abgestorben, im Uebrigen aber besteht das Gewebe aus lauter lebendigen, zellsaftreichen Zellen, deren Zwischenräume mit Luft erfüllt sind. Das Durchlüftungssystem kommt somit mit zahlreichen Poren direct mit dem Medium in Berührung.

Eupatorium cannabinum L.

Exemplare, die in nassem Schlamm wachsen, bilden an den in letzterem steckenden Stammtheilen und an der Basis der zahlreichen Adventivwurzeln eine grosse Zahl von dicht nebeneinander befind-

lichen Lenticellen aus, deren Füllzellen als weisse flockige Masse aus denselben hervortreten. Die Zellen sind dünnwandig, rundlich oder etwas gestreckt. Die Korkbildung an den Stengeln ist eine schwache, Phellogen aus der Epidermis hervorgehend. Der obere Theil des Stengels zeigte keine Lenticellen.

Bidens tripartitus L. verhält sich ebenso.

Malachra Gaudichaudiana St. Hil. Malvacee, Sumpfstaude aus Brasilien. Die Epidermis des Stammes bildet etwa vier bis fünf Lagen Kork. Die Lenticellen sind an den untersten Theilen des Stammes besonders stark entwickelt und gehen aus demselben Phellogen wie der Kork hervor. An den betreffenden Stellen scheidet das Phellogen nach innen mehrere Lagen von rundlichen Füllzellen ab, wodurch das Organ warzenförmig vorgeschoben wird, nach aussen aber Füllzellen, die sich radial strecken und grössere Intercellularen zwischen sich frei lassen. In der Rinde verlaufen grosse Luftgänge, die bis an die Phloëmzone reichen.

Die älteren Adventivwurzeln zeigten innerhalb der Schutzscheide den Beginn einer Aërenchymbildung an einigen Stellen des Umfangs, indem daselbst einige Lagen von rundlichen, mit Intercellularen versehene Zelllagen gebildet waren, welche die Schutzscheide local vorgedrängt und radial zusammengepresst hatten. Ob es schliesslich zu einer regelrechten Bildung des Gewebes unter Wasser kommt, konnte ich an meinem Material nicht entscheiden, ist aber wahrscheinlich.

Scoparia dulcis L., Scrophulariacee, häufiges südamerikanisches Unkraut, das zuweilen auch sumpfigen Standort bewohnt. Die in feuchtem Schlamm steckenden Stammtheile entwickeln in der primären Rinde grosse Lufträume, die schliesslich ein Aufreissen der Epidermis in einzelnen kurzen Längsspalten bewirken, so dass das weissliche Rindengewebe zum Vorschein kommt. An den aufgeplatzten Stellen findet nun eine Wucherung des Rindengewebes statt, welche den Riss ausfüllt und eine Art von unregelmässigem Phellogen erzeugt, aus dem nach aussen zu sich vorschiebende und weitertheilende Reihen von Füllzellen hervorgehen, die als flockige, weisse Masse aus dem Spalt ragen.

Die Epidermis bildet zwei bis drei Lagen Kork. Am Luft-

stengel ist die primäre Rinde nur einige wenige Zelllagen stark und besitzt nur kleine Intercellularen.

Aeschynomene sensitiva Sw. und Aechynomene hispida W., Sumpfsträucher Brasiliens, entwickeln Kork am Stengel aus der subepidermalen Schicht sowie Lenticellen, die sich aus demselben Phellogen unter Sprengung der dünnen äusseren Korklage bilden. Das Lenticellencambium scheidet nach aussen erst rundliche, dann etwas gestreckte Füllzellen ab, die als spongiöse Masse hervorragen. Bei beiden Arten sind die auf die Lenticellen zugehenden Markstrahlen viel breiter und die Rinde daselbst mit grösseren Intercellularen versehen, die sich auch in die Markstrahlen hineinziehen.

Solanum spec., kleiner Sumpfstrauch von Itajahy in Sa. Catharina, ist ebenfalls an den unteren Theilen des Stammes mit grossen, weissen Lenticellen besetzt. —

Den genannten Beispielen lassen sich zweifelsohne noch viele andere mit gleichem Verhalten anschliessen. —

3.

Eigenthümliches Verhalten zeigt Artemisia vulgaris L., wenn sie im Wasser, an Bachrändern etc. wächst. Die submersen unteren Stengeltheile erscheinen dann mit einem weisslichen Gewebe bedeckt, dem aussen noch die Reste der in Längsfetzen zersprengten Epidermis aufsitzen.

Der Stengel ist über dem Wasser mit einer nur wenige Lagen mächtigen primären Rinde versehen, die gegen die primären Phloëmgruppen durch starke Sklerenchymbündel abgegrenzt ist. Zwischen den letzteren und der Epidermis ist das Rindengewebe collenchymatisch ausgebildet. Unter Wasser entwickelt sich nun aus diesen wenigen Rindenlagen ein etwa 2—3 mm mächtiges lockeres Parenchym durch Theilung der Zellen nach allen Richtungen, vorwiegend aber in radialer Richtung, so zwar, dass das Gewebe gleichmässig an allen Stellen in die Dicke wächst. Auch die Collenchymzellen gehen zum grössten Theil durch Streckung und Theilung in solches secundäres, aërenchymähnliches Rindenparenchym über, das die Epidermis sprengt und somit ebenso wie das Aërenchym

mit zahlreichen Poren seines Durchlüftungssystems direct in Berührung mit dem Wasser kommt.

Die Bildung des Gewebes beginnt am Wasserspiel von einzelnen Stellen aus, die in Längslinien verschmelzen, bis weiter unten der ganze holzige Stamm gleichmässig damit umgeben wird.

Wir haben es hier somit nicht mit einem typischen Aërenchym zu thun, da das Dickenwachsthum nicht von einem Phellogen aus statthat, wohl aber mit einem Gewebe, das dem Aërenchym ähnlich ist, dessen Zellen gleiche Beschaffenheit zeigen und das zweifelsohne auch dieselben Functionen zu erfüllen hat.

4.

Zu den Bildungen, welche die Zufuhr von Sauerstoff zu den im Schlamm steckenden Organen bewerkstelligen, gehören auch die sog. aërotropischen Wurzeln gewisser Mangrovebäume, wie Sonneratia, Avicennia, Laguncularia racemosa; ferner höchst wahrscheinlich auch die eigenthümlichen kegelförmigen Wurzeln von Taxodium distichum, welches Sumpfwälder in den südöstlichen Vereinigten Staaten bildet.

An den aërotropischen Wurzeln des Mangrovebaumes Sonneratia hat Göbel[1]) eine eigenthümliche Ausbildung des Periderms constatirt, die man als Uebergangsform zwischen normalem Kork und Aërenchym auffassen kann. „Untersucht man die in die Luft ragenden Theile, so findet man dieselben vielfach bedeckt von einer Anzahl übereinanderliegender dünner Korkhäute. Diese bestehen je aus drei Zellen, einer äusseren, deren Wand nach aussen abgerundet ist, einer mittleren tafelförmigen und einer unteren langgestreckten, nach unten abgerundeten. Nur die beiden letzterwähnten Zellen sind verkorkt, die äusserste nicht oder doch nur sehr schwach, sie verschrumpft späterhin, wenn sie an die Oberfläche zu liegen kommt. Zwischen je zwei Korkschichten befindet sich eine, unter Umständen auch zwei oder mehrere Lagen von annähernd kugeligen Zellen, zwischen denen und den beiden angrenzenden Korklagen dem Gesagten zufolge grosse Intercellularräume sich finden; auch eine Ablösung findet leicht statt, wenn die Spaltung der Zellmembranen

1) Vergl. Göbel: 1. Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1886. 2. Bot. Ztg. 1887, p. 717. 3. Pflanzenbiologische Schilderungen I, p. 143, Marburg 1889.

eine vollständige wird.“ Alle diese Zellen entstehen aus dem Phellogen. Eine ähnliche Ausbildung des Periderms findet sich auch bei einigen der oben behandelten Aërenchympflanzen an den Stammtheilen, an denen das Aërenchym in den Kork übergeht (vergl. Fig. 21, 19, 27).

Aërotropische Wurzeln werden auch von Palmen erzeugt, wie Jost[1]) ausführlich dargestellt hat, und zwar wird die Bildung derselben bei Cultur in nassem Boden hervorgerufen. Die Wurzeln der Palmen erzeugen dann die von Jost als „Pneumathoden“ bezeichneten eigenthümlichen, den Lenticellen biologisch entsprechenden Athmungsorganen, welche sich an den aërotropischen Wurzeln an oder unter der in der Luft befindlichen Spitze ausbilden. Bei Cultur in trockener Erde entstehen keine aufrechten, zur Luft gehenden Wurzeln. Die Pneumathoden können sich auch an den normalen Erdwurzeln ausbilden. Bei Pandaneen treten die Pneumathoden als Warzen an den mächtigen Stützwurzeln auf. Saccharum officinarum und Cyperus textilis erzeugen bei Cultur im Wasser aus den horizontalen vertical zur Luft wachsende Wurzeln, die unter der Spitze Pneumathoden tragen.

Luftwurzeln von Luffa amara erfahren nach demselben Autor eine weitgehende Veränderung, wenn sie in Wasser hineinwachsen. „Sie bilden dann bald ein reich verzweigtes, unter dem Wasserspiegel schwimmendes System starker spongiöser Wurzeln und Seitenwurzeln, an denen vertical aufwärtsstrebende, glänzend weisse Nebenwurzeln zu erkennen sind.“ Die Epidermis der Wasserwurzel wird zersprengt, die Rinde locker, spongiös, ihre Zellen nehmen, wie sich aus der Beschreibung von Jost ergiebt, wie bei den oben beschriebenen Jussiaea-Wurzeln eine aërenchymähnliche Form an. Ob sich ein nachträglich entstehendes Phellogen an der Bildung des spongiösen Gewebes mitbetheiligt oder nicht, müsste noch untersucht werden. Die als Athmungsorgane fungirenden aërotropischen Seitenwurzeln sind kurz, dick, gehen zur Wasseroberfläche und haben ebenfalls spongiöse Rinde, ihre Epidermis ist völlig zerstört.

An den in's Wasser gerathenen Luftwurzeln eines Cissus dagegen

---

1) Jost, Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. 1887.

constatirte Jost nur die Bildung von normalen Lenticellen, die durch Aufquellen ihrer Füllzellen sehr gross erschienen, also sich an die oben erwähnten Fälle anreihen.

Ferner hat Göbel[1]) aufrechtwachsende Wurzeln an zu tief in das Wasser eingepflanzten Exemplaren von Rumex Hydrolapathum, Nymphaea Lotus u. a. im Wasser beobachtet.

Alle die im Obigen aufgezählten Erscheinungen, Aërenchym, intercellulare Luftgänge, Wasserlenticellen, aërotropische Wurzeln mit Lenticellen oder Pneumathoden, müssen von demselben biologischen Gesichtspunkt betrachtet werden; sie sind Bildungen, die durch das Sauerstoffbedürfniss der athmenden Gewebe veranlasst worden sind.

Zum Schluss liegt mir die angenehme Pflicht ob, den Herren Dr. Fr. Müller in Blumenau, Sa. Catharina, und Dr. W. Schwacke in Rio de Janeiro, die mir mit Rath und That während meiner Excursionen in Südbrasilien beistanden, sowie den Herren A. Cogniaux in Verviers, Dr. E. Köhne, Dr. C. Schumann und G. Taubert in Berlin für gütige Mittheilung von Artenbestimmungen meinen besten Dank auszusprechen.

Bonn, botanisches Institut der Universität. Sommer 1888.

Figuren-Erklärung.

In den Figuren bedeutet: pg = Phellogen, pd = Phelloderm, k = Kork, a = Aërenchym, e = Epidermis, rp = Rindenparenchym, sk = Sklerenchym, ph = Phloëm, c = Cambium, xyl = Xylem, gef = Gefäss, sch = Schutzscheide, pc = Pericambium, s = Secretbehälter.

Jussiaea peruviana L.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Habitusbild der bei Blumenau, Prov. Sa. Catharina, in Tümpeln wachsenden Pflanze. Niederliegender Stengel mit jungen Laubtrieben, die bis zum Wasserspiegel sp mit Aërenchym bekleidet sind. aw die aërotropischen Wurzeln. $^1/_3$ nat. Grösse.

---

1) Göbel in Bot. Ztg. 1887, p. 718.

Tafel XXIV.

Fig. 2. Exemplar von trockenem Standort. Querschnitt durch den unter dem Sklerenchym des Stengels angelegten Kork. 150 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch die submerse Partie eines Stengels, Entwickelung des Aërenchyms. 150 : 1.

Fig. 4. Radialer Längsschnitt durch das Aërenchym. 150 : 1.

Fig. 5. Desgl., tangentialer Längsschnitt. 200 : 1.

Fig. 6. Vertheilung der Zellbalken im Tangentialschnitt. 175 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch verschieden starke Stengel mit Aërenchymhülle. 1 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch eine Wurzel mit Aërenchymhülle. 1 : 1.

Fig. 9. Junge Adventivwurzel, quer. 80 : 1.

Fig. 10. Beginn der Aërenchymbildung in derselben. 80 : 1.

Tafel XXV.

Fig. 11. Adventivwurzel quer. Aus dem Pericambium hat sich ein Phellogen gebildet, das die Aërenchymbildung fortsetzt. a, Aërenchymzone aus der Schutzscheide entstanden. 80 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch die aërotropische Wurzel mit ihrem dünnen axilen Strang. Blos die innere Partie des Gewebes ist dargestellt. 80 : 1.

Epilobium hirsutum L.

Tafel XXV.

Fig. 13. Aërenchym des Stammes quer. Innere Partie. 80 : 1.

Lythrum Salicaria L.

Tafel XXV.

Fig. 14. Querschnitt durch den jungen Luftstengel. Kork noch nicht angelegt. 190 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch einen Stengel mit Kork, dem aussen noch Reste des Sklerenchyms anhaften. 198 : 1.

Tafel XXVI.

Fig. 16. Aërenchymbildung am submersen Stamm, Querschnitt. 165 : 1.

Tafel XXV.

Fig. 17. Aërenchymzellen im radialen Längsschnitt. 80 : 1.

Fig. 18. Desgl. [illegible]ialansicht. Die Kreise in den Zellen sind die Querschnitte der radialen [illegible]. 80 : 1.

Tafel XXVI.

Fig. 19. Querschnitt [illegible] hellem des Stengels eines Exemplars, das unter Wasser Aërenchym [illegible] und dann auf dem Trockenen cultivirt worden war. k verkorkte Lagen, [illegible]etes Aërenchym. 98 : 1.

Cuphea aperta Köhne.

Tafel XXVI.

Fig. 20. Aërenchym am submersen Stamm quer. 190:1.

Fig. 21. Kork am Stengel oberhalb der Aërenchymregion quer, k Korklagen, dazwischen Phelloid mit Intercellularen, sk zerstörtes Sklerenchym. 190:1.

Heimia myrtifolia Cham. et Schl.

Tafel XXVI.

Fig. 22. Aelterer Stamm quer. k Korklage, a Aërenchym, pg neu gebildetes Phellogen. 90:1.

Rhynchanthera dichotoma DC.

Tafel XXVI.

Fig. 23. Querschnitt durch das Aërenchym des Stammes. 186:1.

Tafel XXVII.

Fig. 24. Radialer Längsschnitt durch das Aërenchym. 190 1.

Acisanthera variabilis Triana.

Tafel XXVII.

Fig. 25. Querschnitt durch den Stengel oberhalb des Wasserspiegels. Beginn der Aërenchymbildung unter der Schutzscheide. 96:1.

Fig. 26. Aërenchym am Stengel quer, mit verdickter Verschlussschicht in demselben. 96:1.

Hypericum brasiliense Choisy.

Tafel XXVII.

Fig. 27. Aërenchym des Stengels im Längsschnitt. s Secretgang, k verkorkte Lagen im Aërenchym. 64:1.

Fig. 28. Kork am Luftstengel, quer. s Secretgang. 96:1.

Lycopus europaeus L.

Tafel XXVII.

Fig. 29. Querschnitt durch den submersen unteren Stammtheil mit Aërenchym. 78:1.

Caperonia heteropetaloides Müller Arg.

Tafel XXVII.

Fig. 30a und b. Querschnitt durch [illegible] mit Aërenchymhülle. 1:1.

Fig. 31. Querschnitt durch einen j[illegible]ast an der am Wasserspiegel befindlichen Partie. Entwickelung des [illegible] unter der primären Rinde. Unter der Epidermis Collenchym. 10[illegible]

Tafel XXVIII.

Fig. 32. Aërenchym des Stammes, quer. 96 : 1.

Tafel XXVII.

Fig. 33. Desgl., radialer Längsschnitt. 96 : 1.

Mimosa cinerea Vell.

Tafel XXVIII.

Fig. 34. Querschnitt durch den Blüthenstengel oberhalb des Wasserspiegels; Entstehung des Phellogens aus der subepidermalen Schicht, Beginn der Aërenchymbildung an einer Stelle. 96 : 1.

Fig. 35. Desgl., weiter vorgeschrittenes Stadium. 96 : 1.

Fig. 36. Querschnitt durch die submerse Partie eines Blüthenstengels mit Aërenchym. pd Phelloderm. 100 : 1.

Fig. 37. Wurzel quer, mit beginnender Aërenchymbildung unter der Schutzscheide. 96 : 1.

Sesbania marginata Bth.

Tafel XXVIII.

Fig. 38. Querschnitt durch die submerse Stammbasis mit Aërenchym pd Phelloderm, s Secretgänge. 100 : 1.

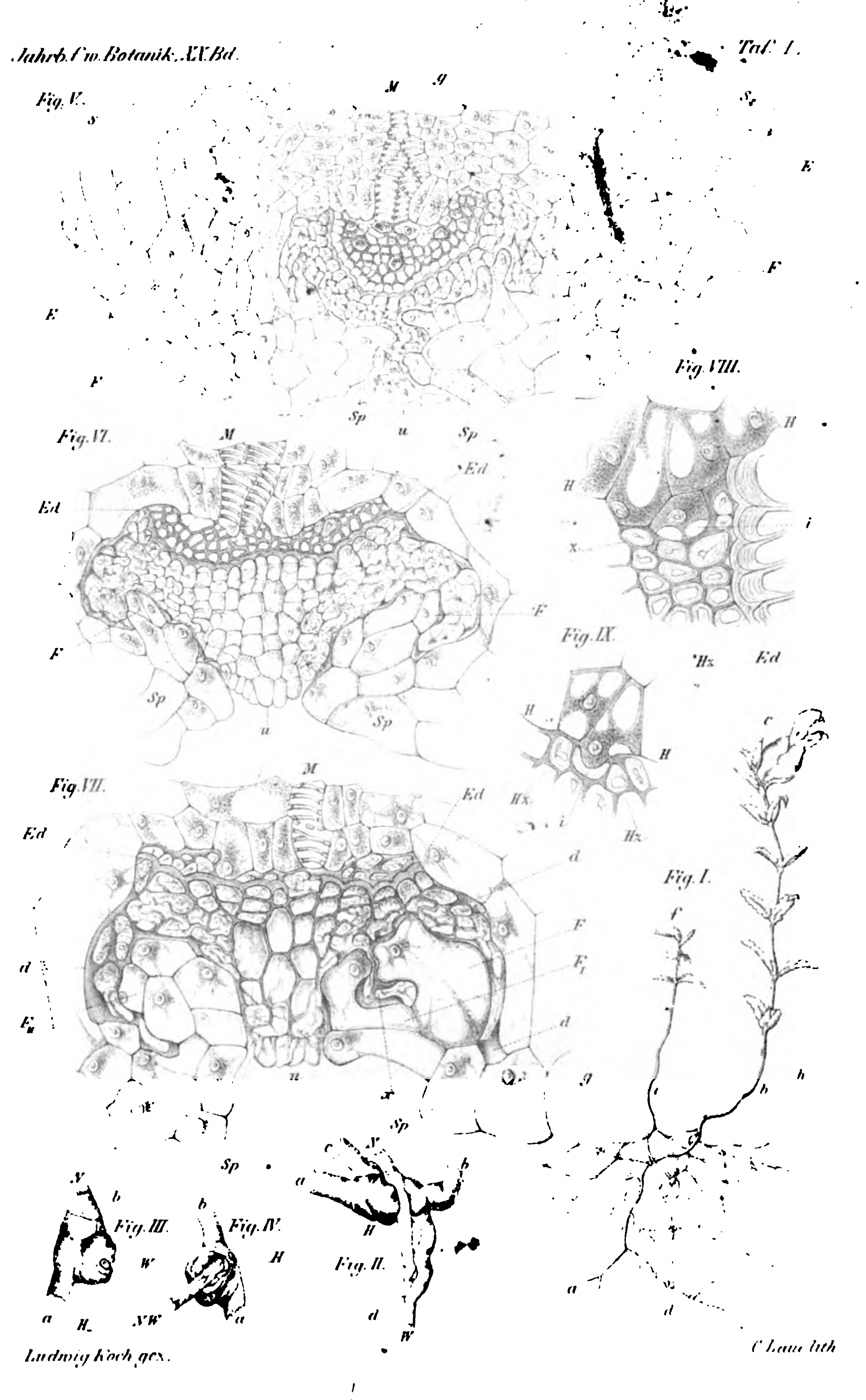
Lotus uliginosus Schk.

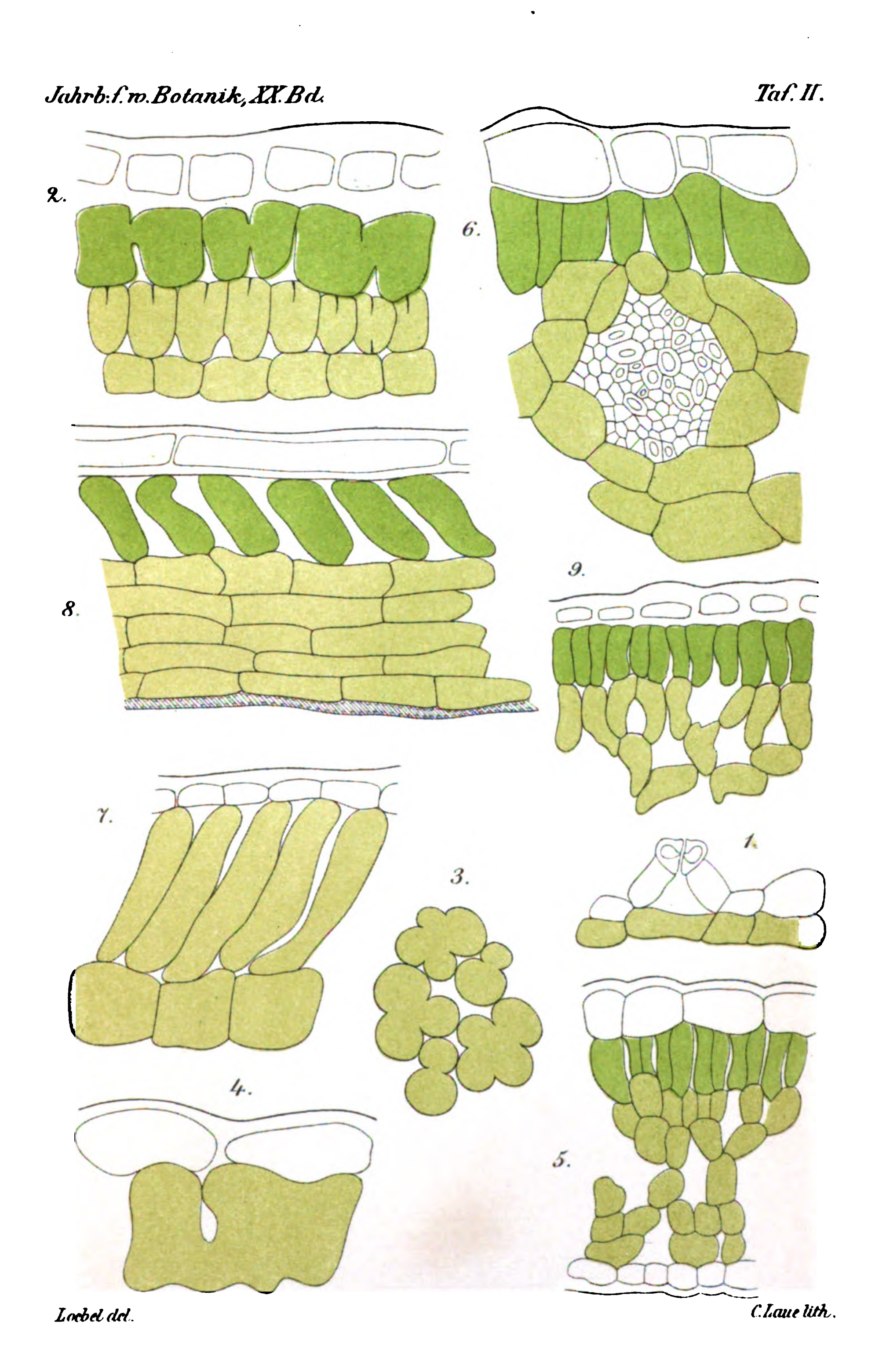
Tafel XXVIII.

Fig. 39. Stamm quer, Aërenchym. 80 : 1.

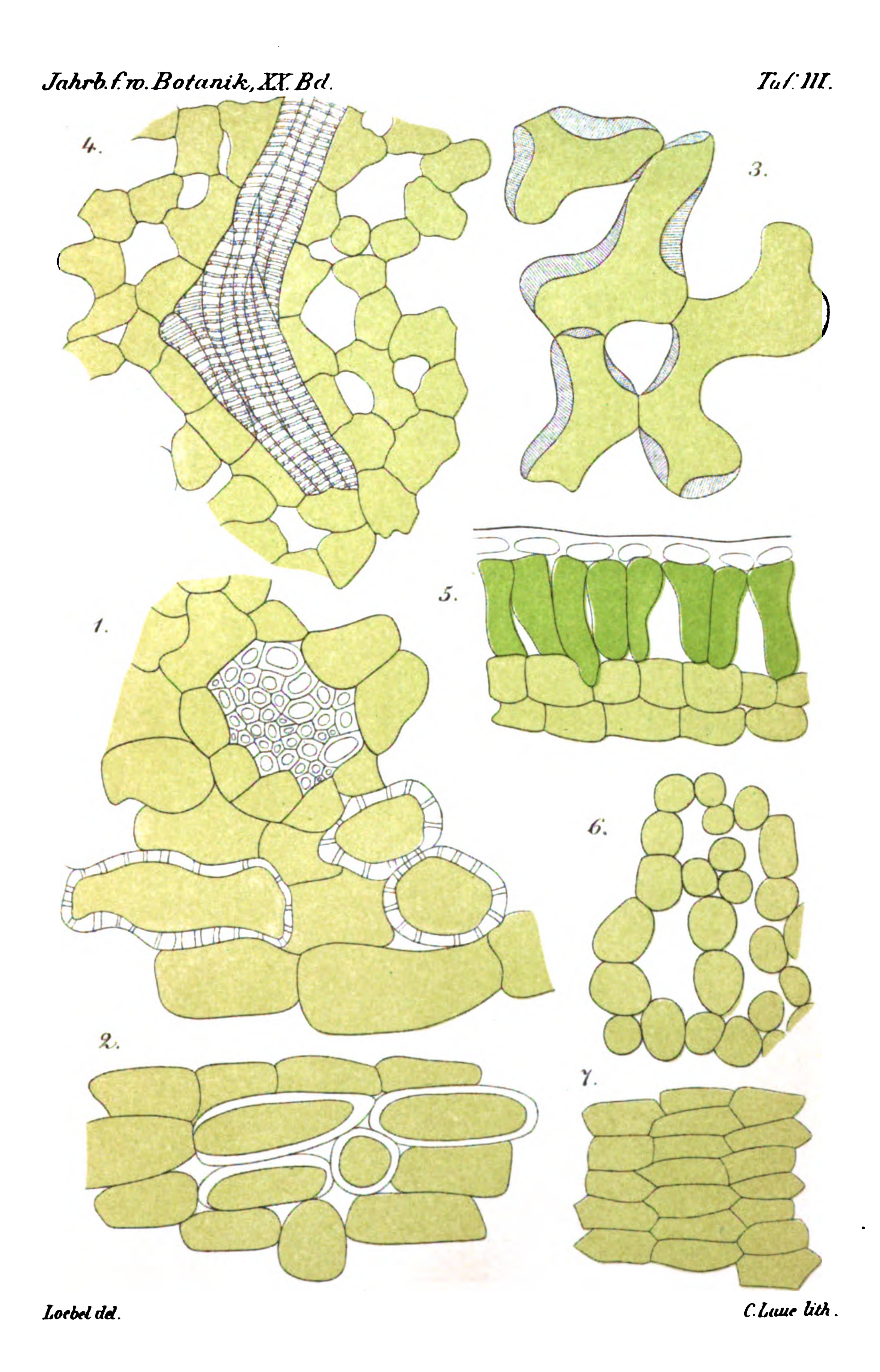


Druck von G. Bernstein in Berlin.

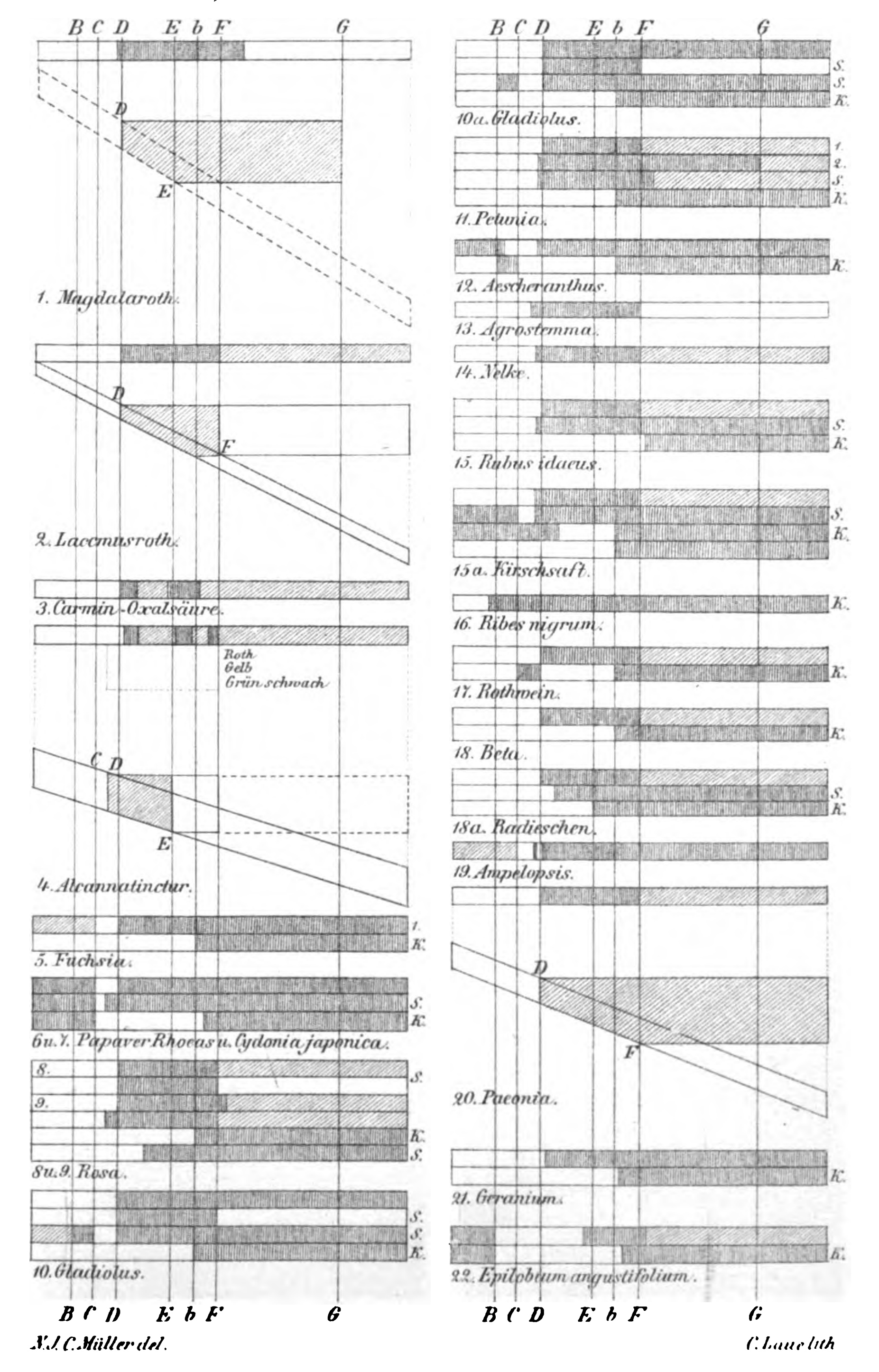

Fig. V.
Fig. VI.
Fig. VII.
Fig. VIII.
Fig. IX.
Fig. I.
Fig. II.
Fig. III.
Fig. IV.
Ludwig Koch gez.
C. Laue lith.



Loebel del. C. Laue lith.



Loebel del. C. Laue lith.



N. J. C. Müller del. C. Laue lith.

B C D E b F G
S.
K.
23. Ananas-Erdbeere.
K.
S.
S.
24. Diervillea.
S.
K.
25. Calycanthus.
K.
K.
S.
26. Chelidonium
27. " Milchsaft.
S.
28. Hippocrepis.
S.
29. Potentilla.
K.
30. Zimmtrose.
31. Crepis.
K.
S.
32. Ranunculus.
S.
33. Cruciferengelb.
K.
34. Leingelb. Linum campanulaceum.
u. Primelgelb (Lysimachia.)
S.
35. Hypericum.
C D
E
36. Tropaeolum.
B C D E b F G
B C D E b F G
S.
K.
37. Lilium tigrinum.
S.
K.
38. Zinnia.
39. Cantarellus.
40. Herbstgelb.
41. Etiolin.
C
b
42. Curcuma.
B
C
43. Chlorophyll.
44. Anilingrün.
D
C
45. Anilinviolet.
B C D E b F G

B C D E b F G

46. Gentianaviolet.

47. Lacmusblau.

48. Geranium.

49. Lobelia.

50. Viola altaica.

51. Viola tricolor.

52. Cynoglossum.

53. Centaurea Cyanus.

54. Heidelbeere.

55. Delphinium consolida.

56. Malva.

57. Lunaria.

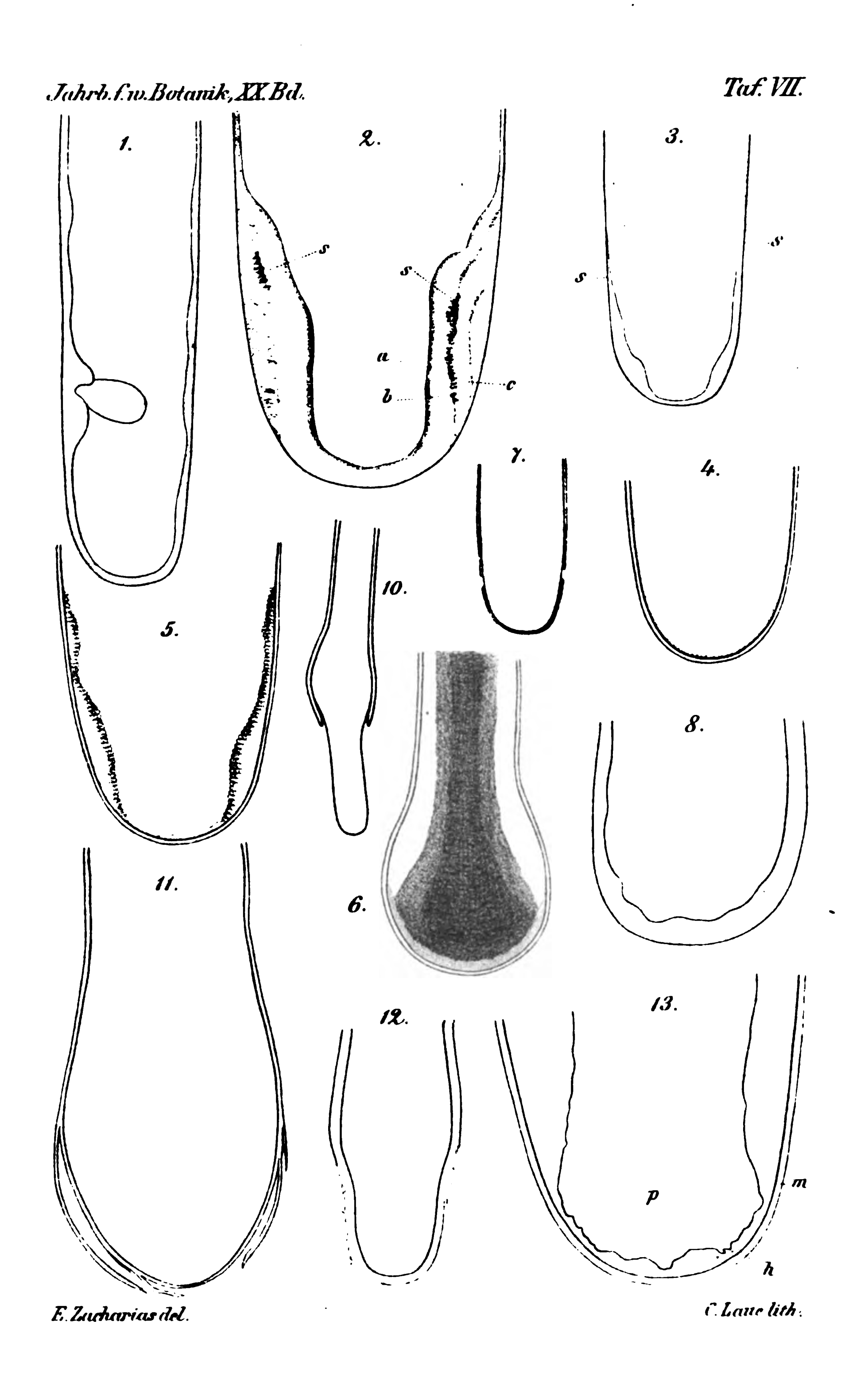
58. Quassia.

59. Guajacum.

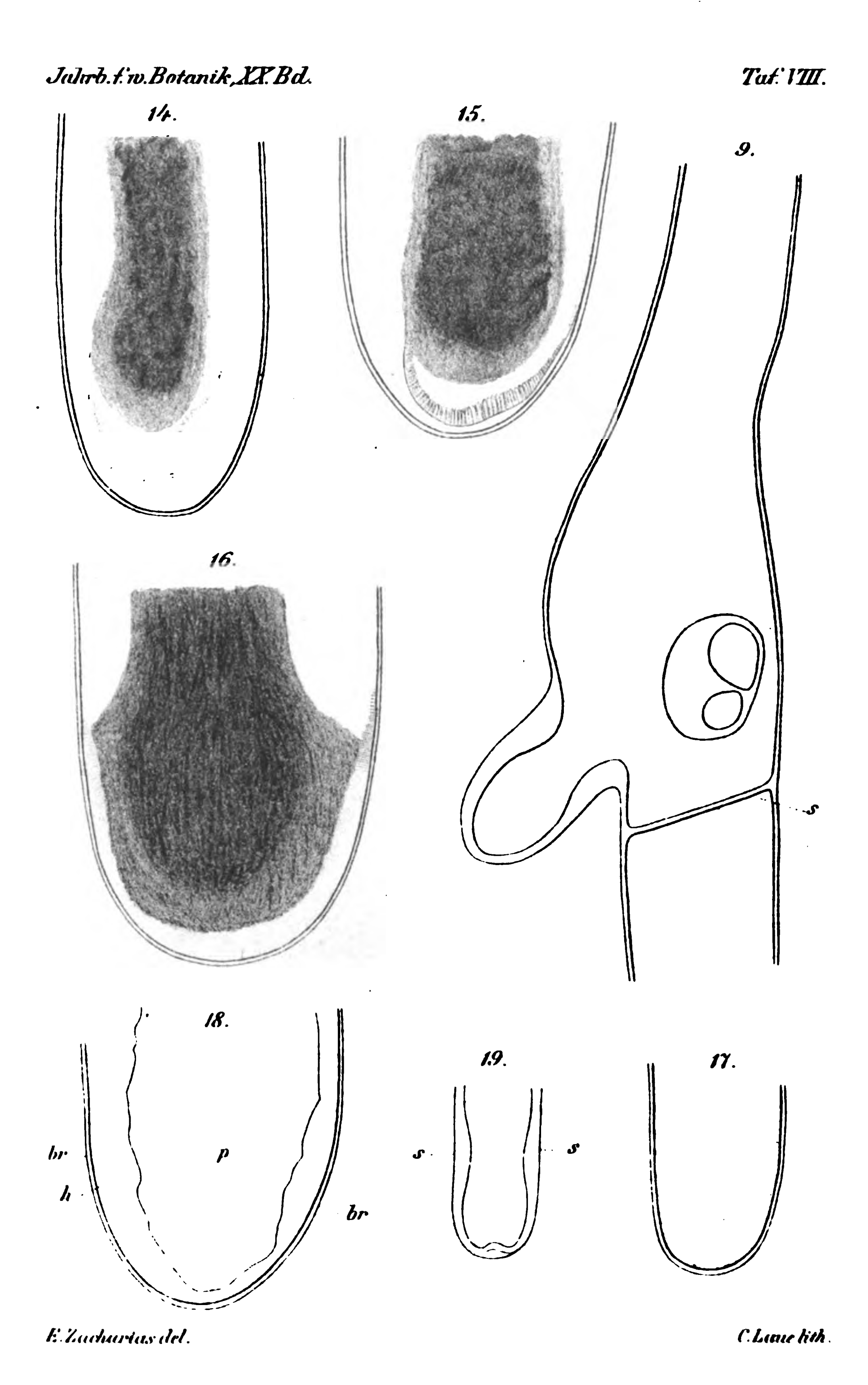
60.

Anilinviolet. Gentianviolet. Chlorophyll. Lacmusblau. Curcumagelb. Lacmusroth. Magdalaroth u. Alcannaroth. Paeoniaroth. Tropaeolum. Guajacum. Quassia.

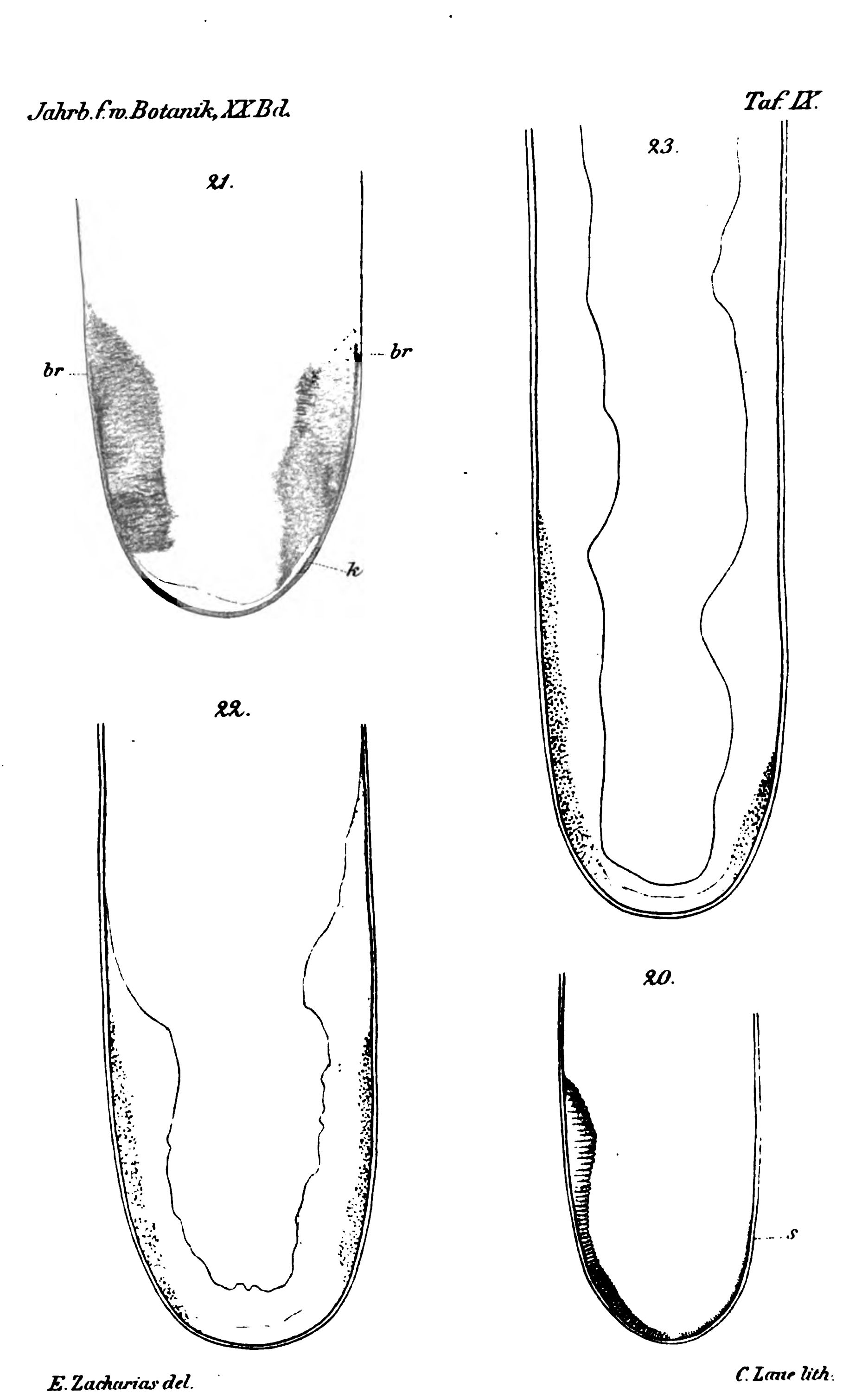
Brechbarkeit des Fluorescenzlichtes.



E. Zacharias del. C. Laue lith.

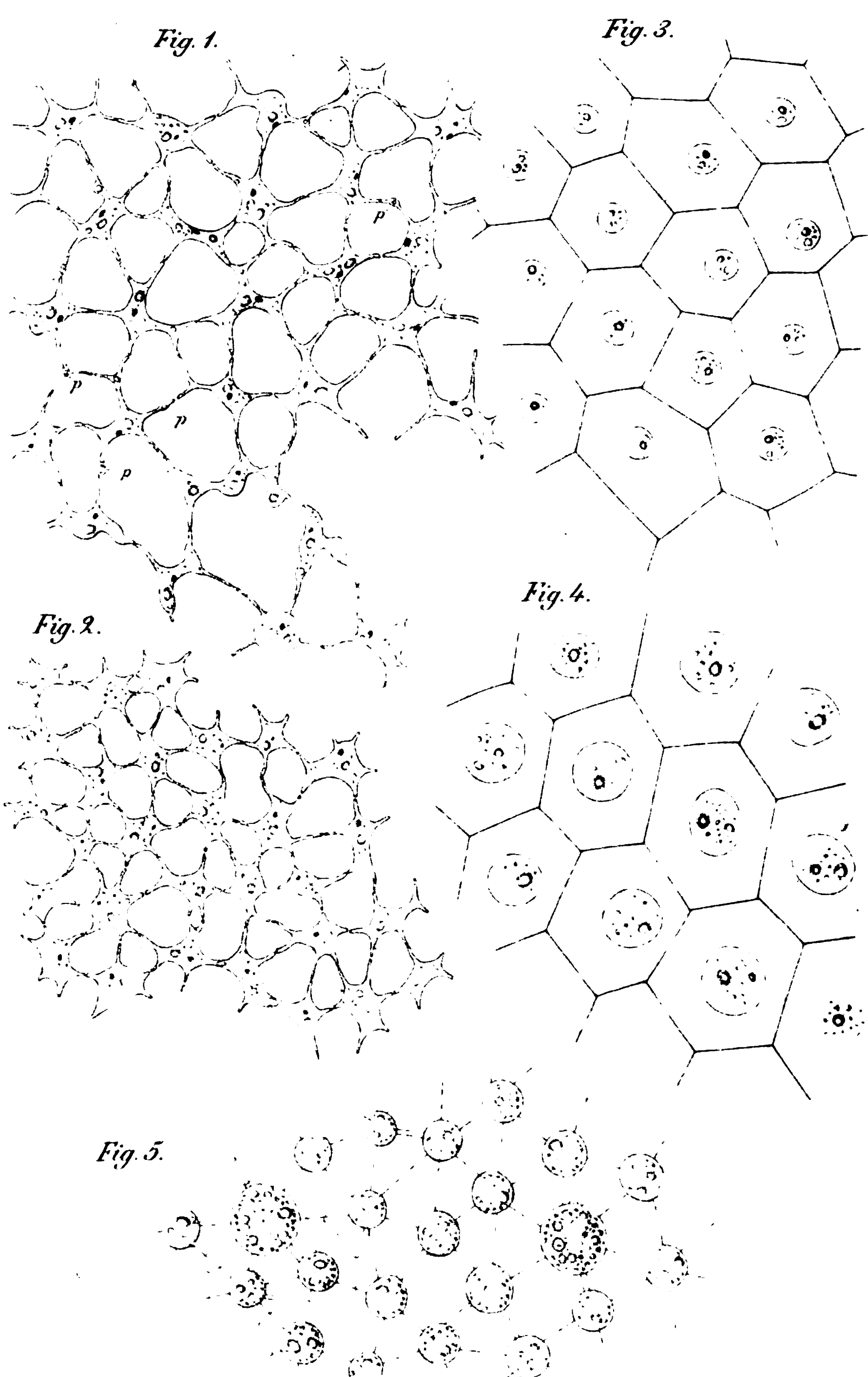


E. Zacharias del. C. Laue lith.

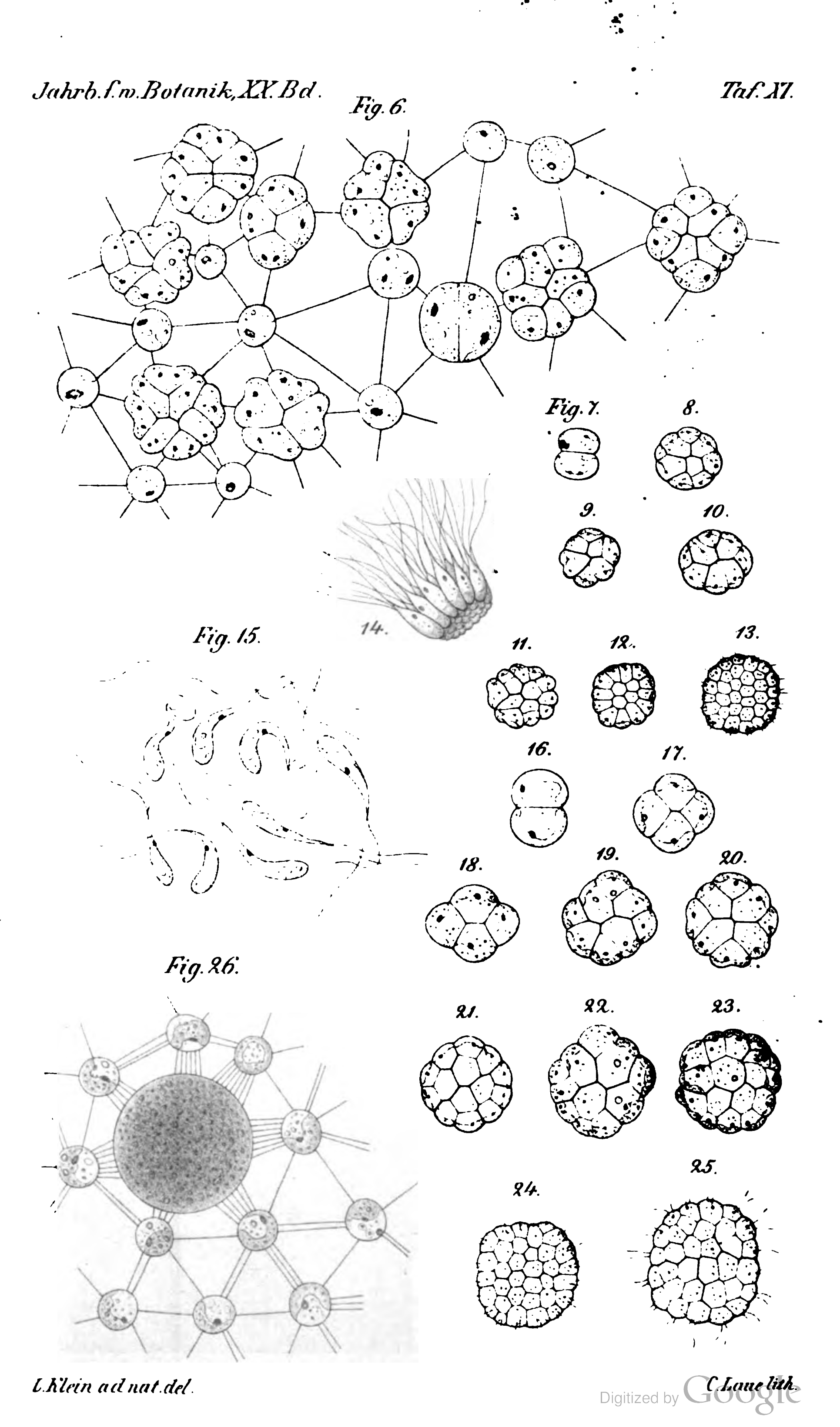


E. Zacharias del.

C. Laue lith.



L. Klein ad nat. del. C. Laue lith.



L. Klein ad nat. del. C. Laue lith.

Fig. 31.

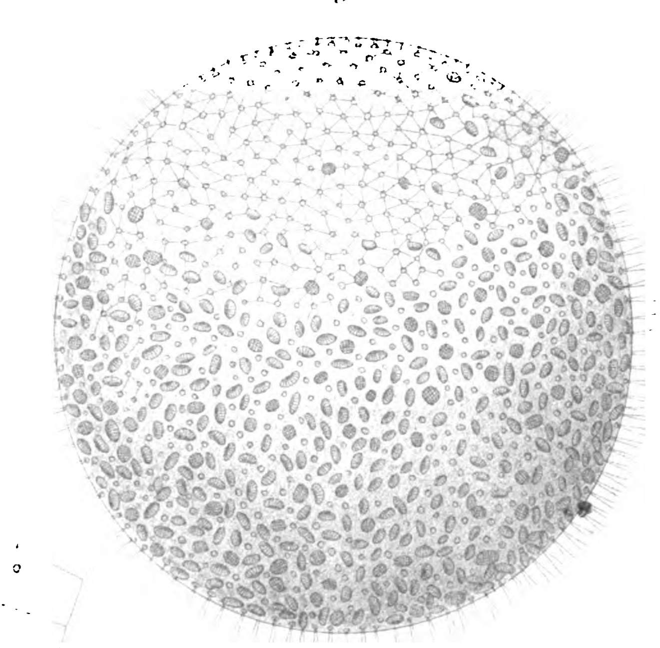
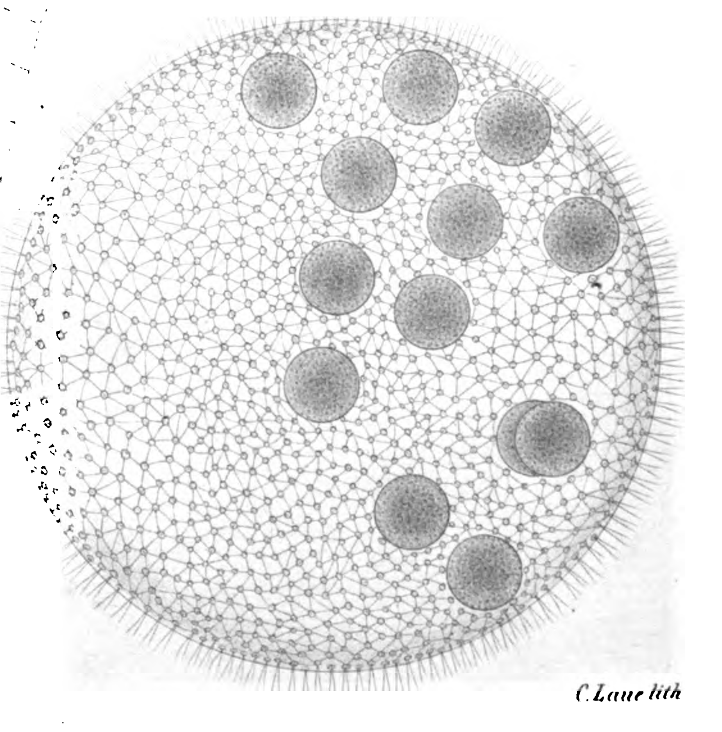
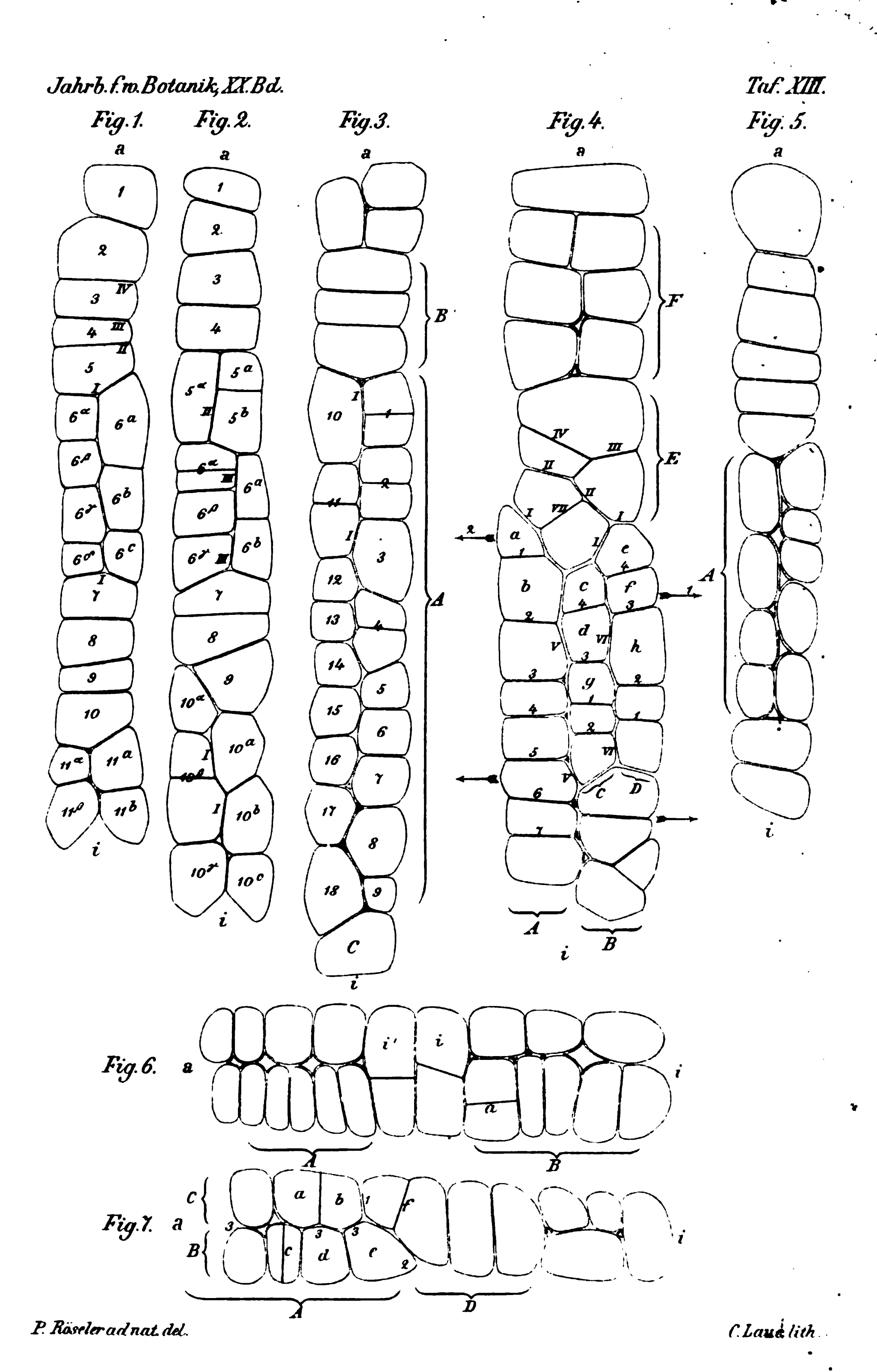


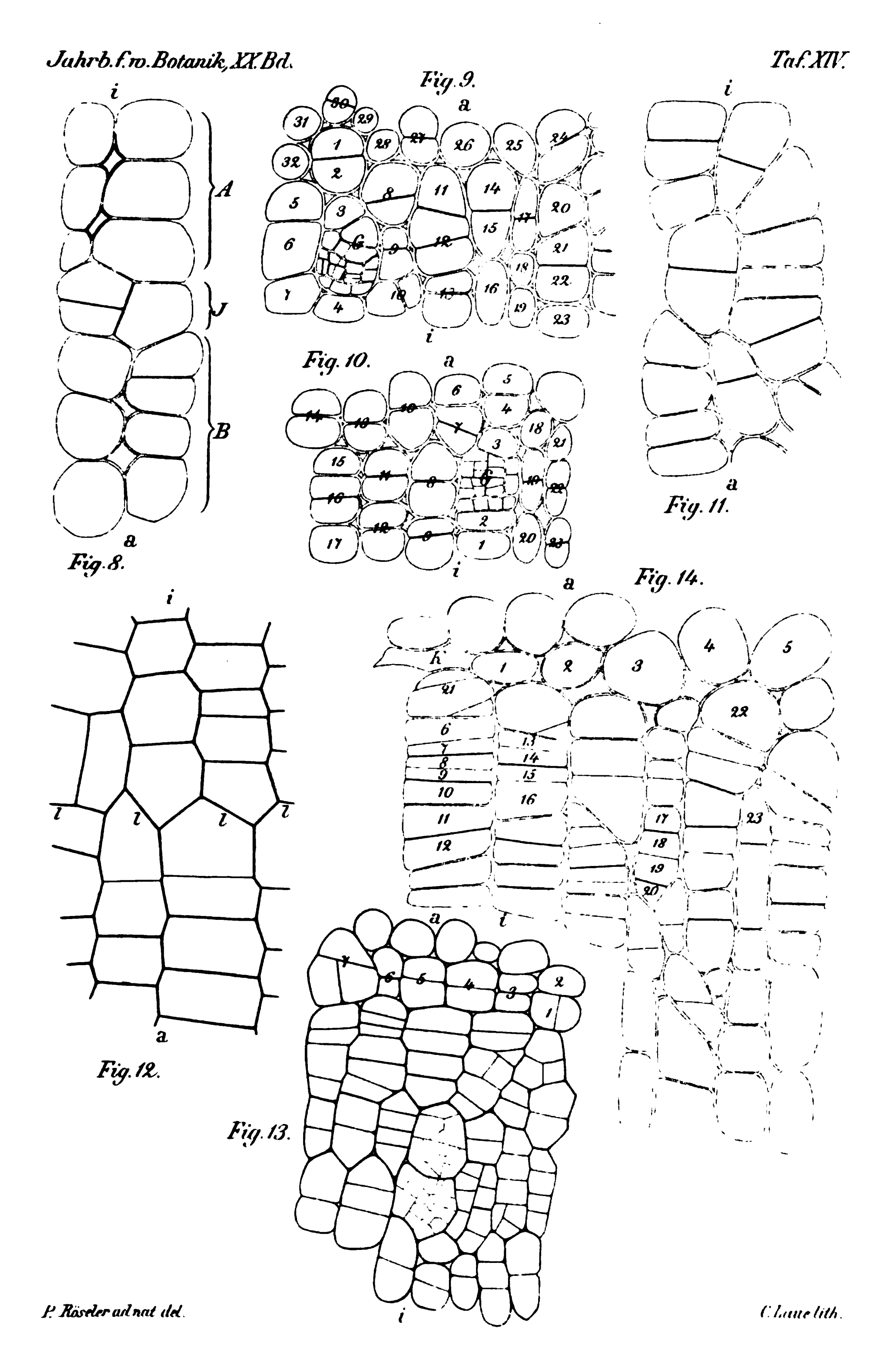
Fig. 29.



C. Laue lith

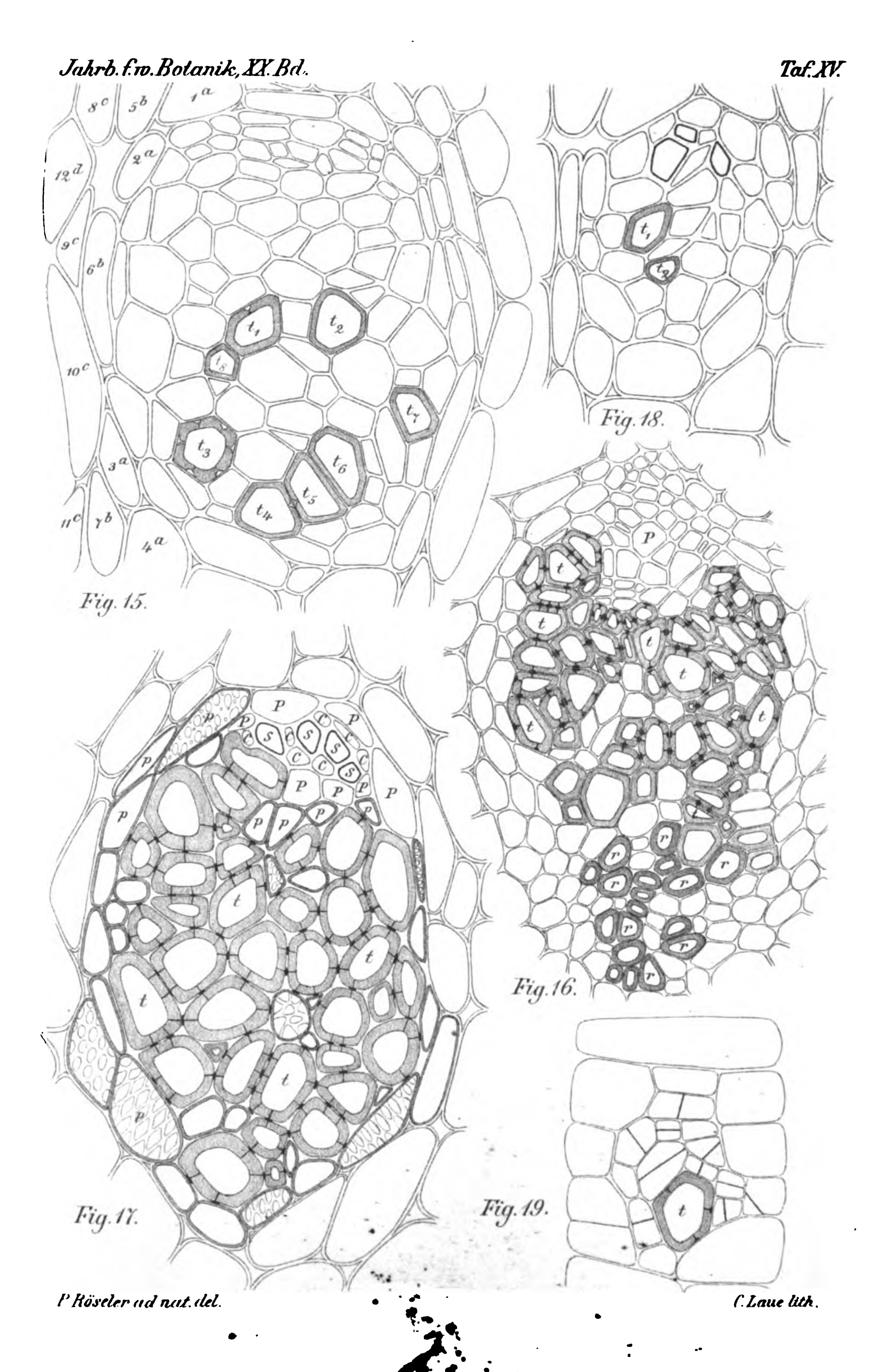
J. Klein ad nat. del.


Jahrb. f. w. Botanik, XX. Bd.
Taf. XIII.
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
P. Rösler ad nat. del.
C. Laue lith.

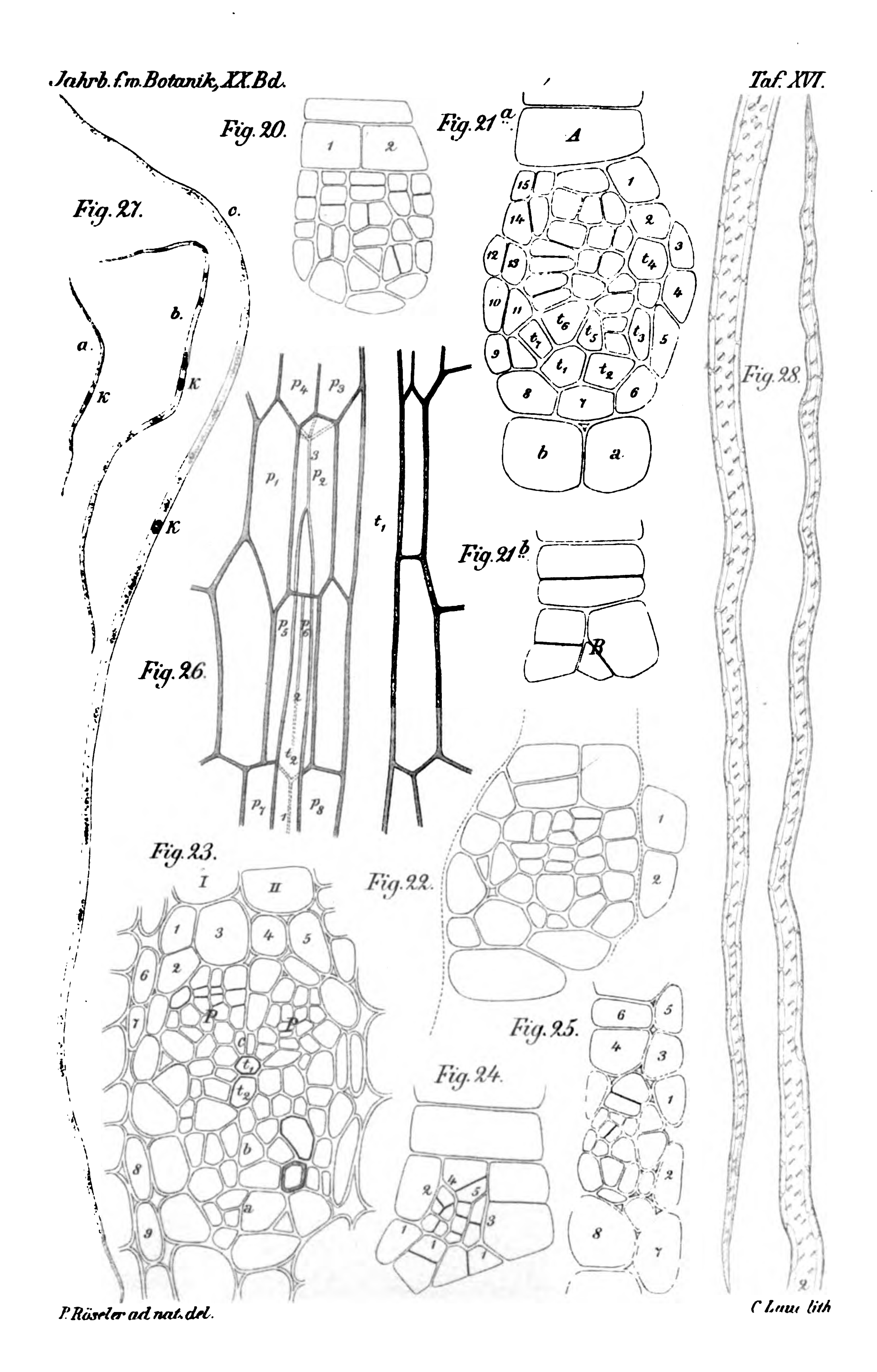


P. Rösler ad nat. del.

C. Laue lith.



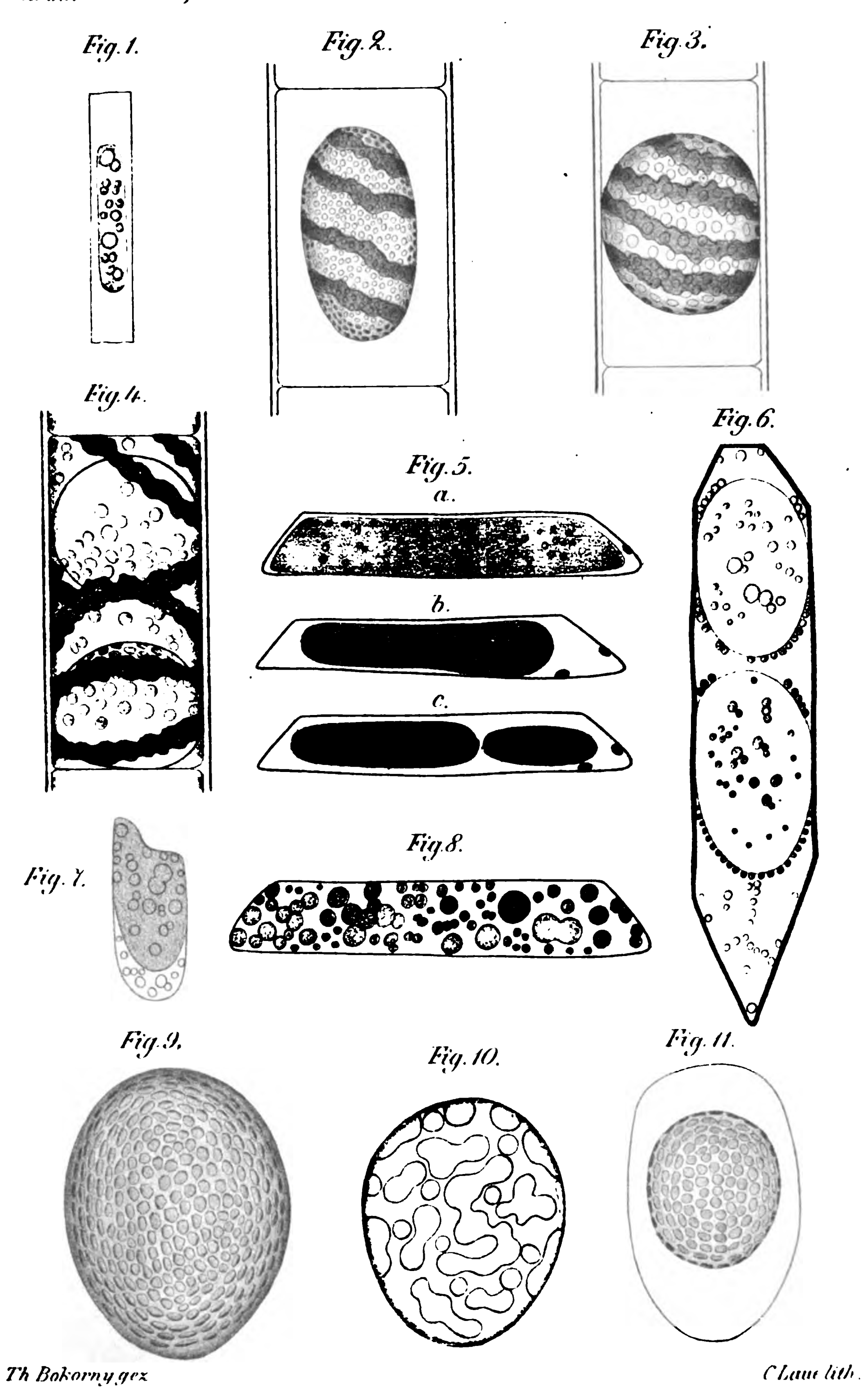
P. Röseler ad nat. del.
C. Laue lith.



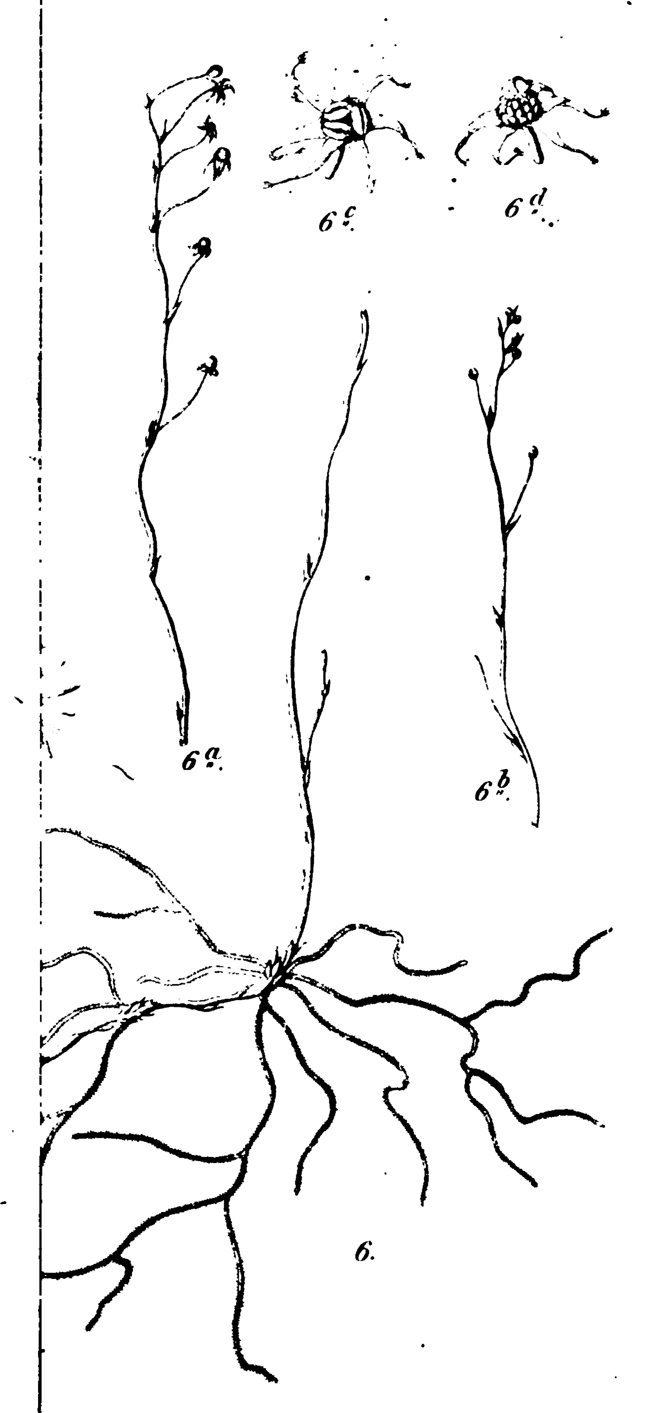
P. Röseler ad nat. del.

C. Laue lith.

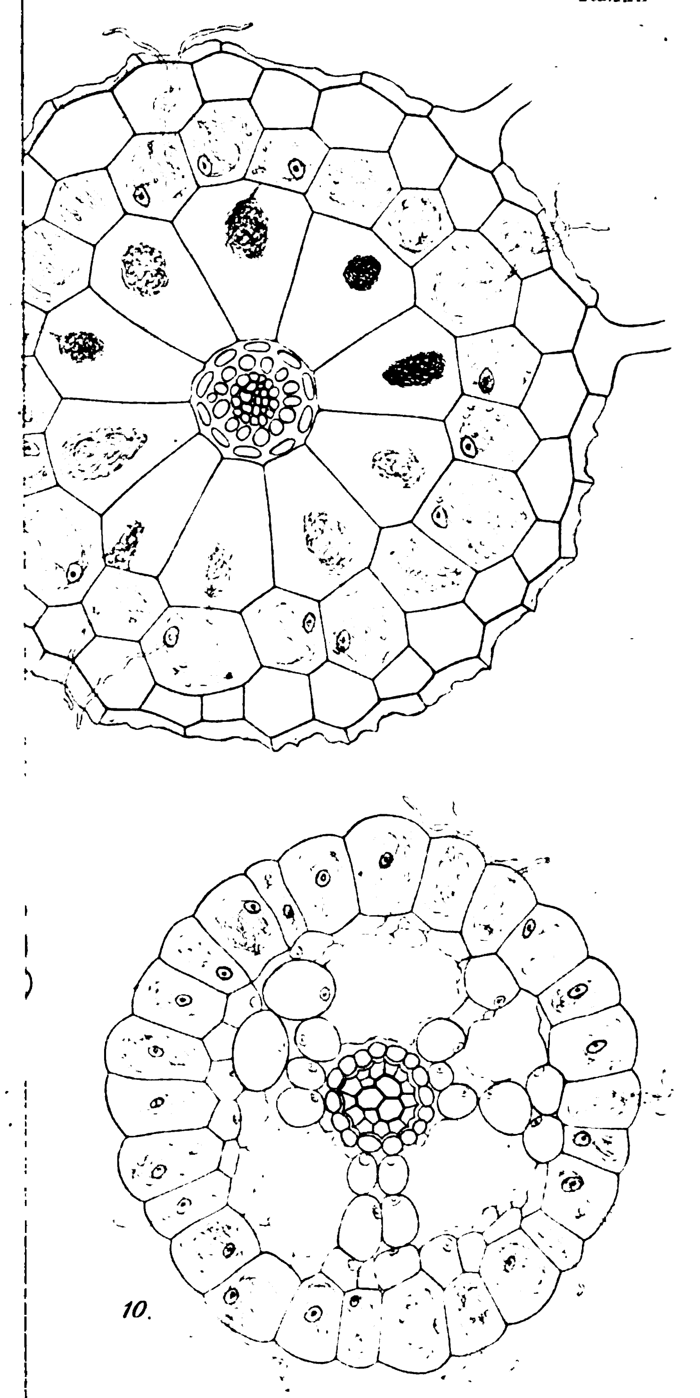
K. Schumann del. C. Laue lith.



Th. Bokorny gez. C. Laue lith.

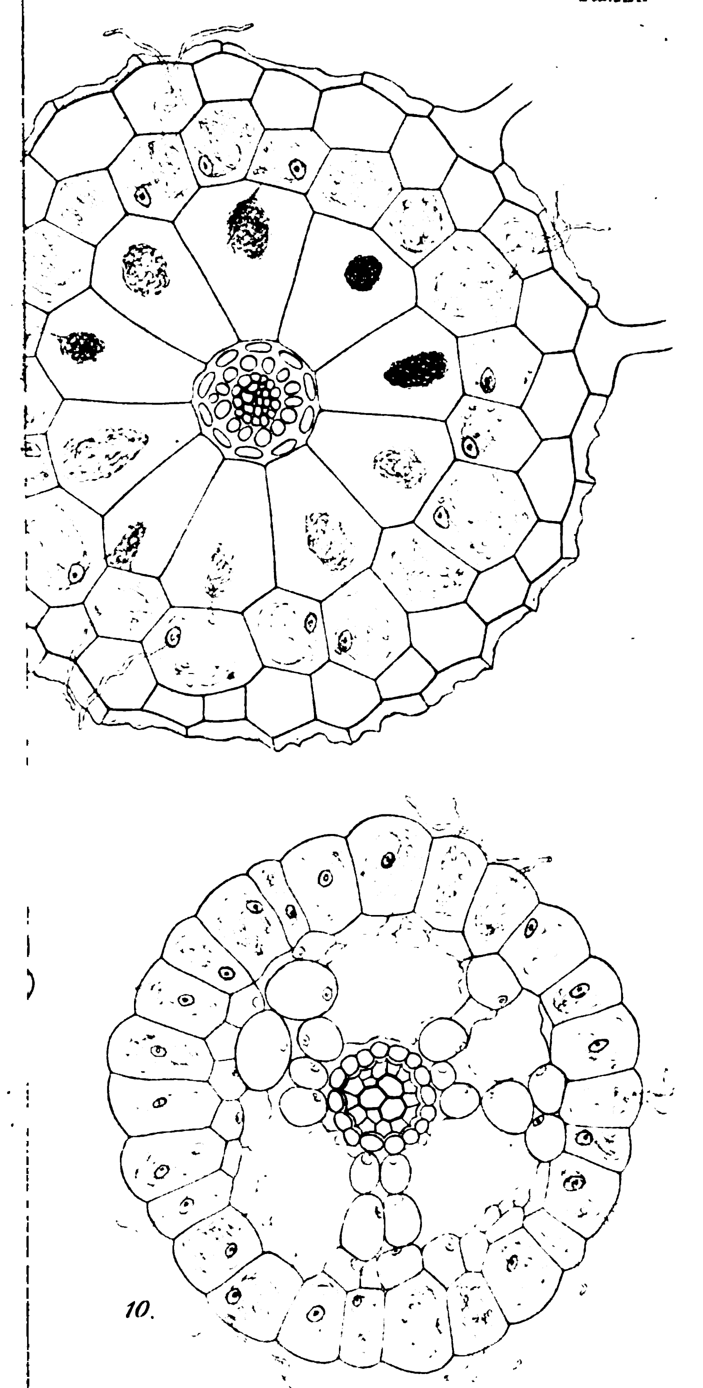


C. Laue lith.



C. Laue li

Taf. IV.



C. Laue lith.

13.

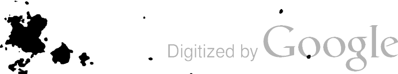
17.

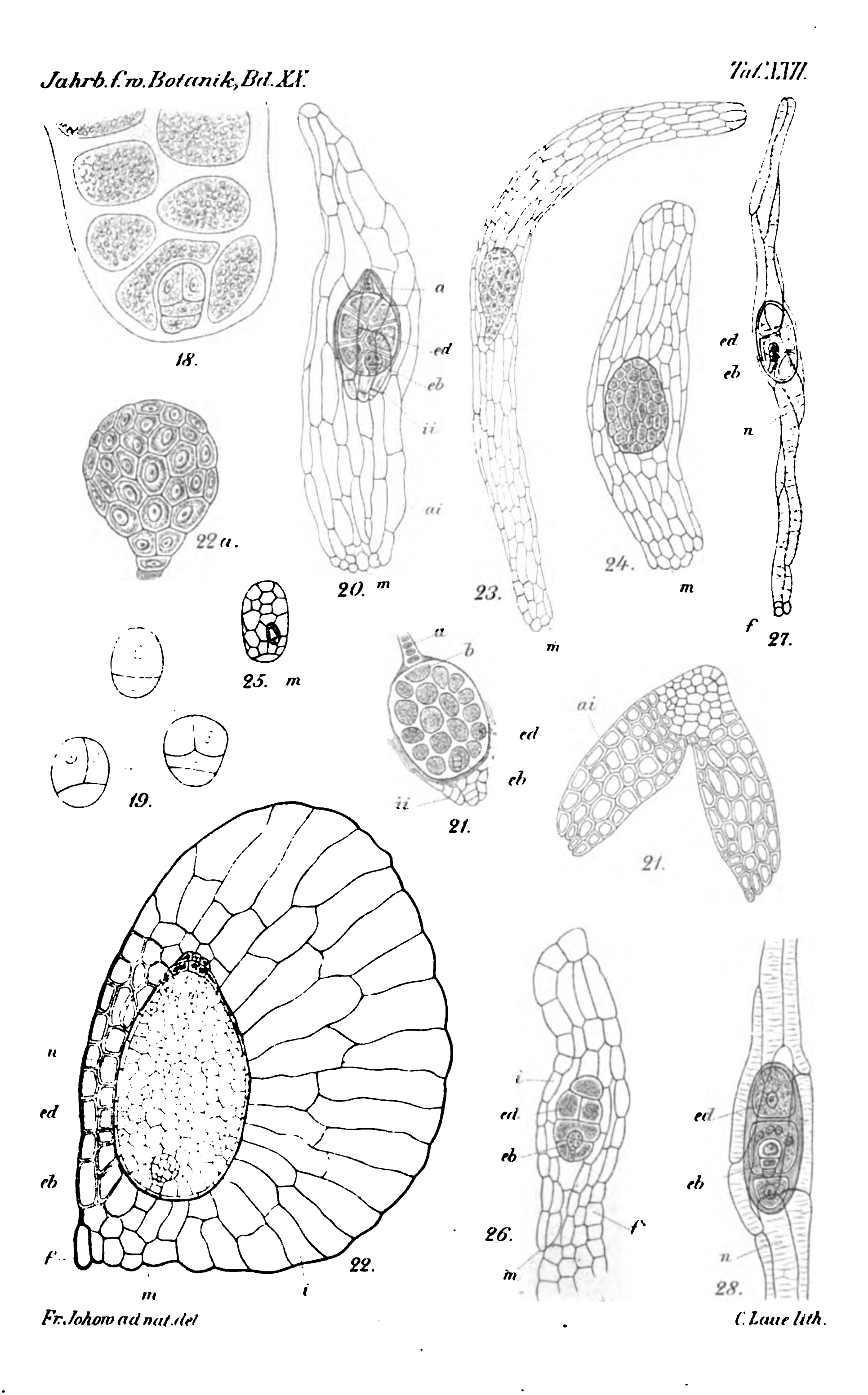
15.

16.

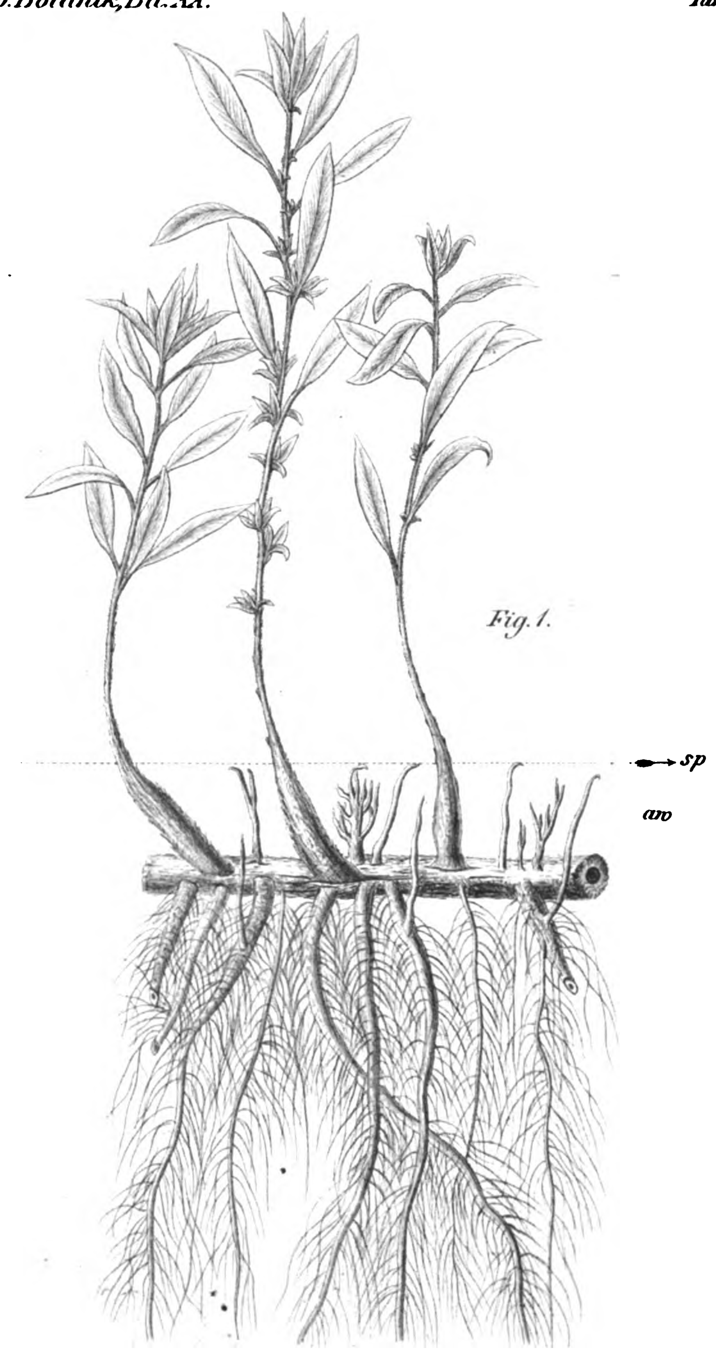
14.

Fr. Johow ad nat. del. C. Laue lith.

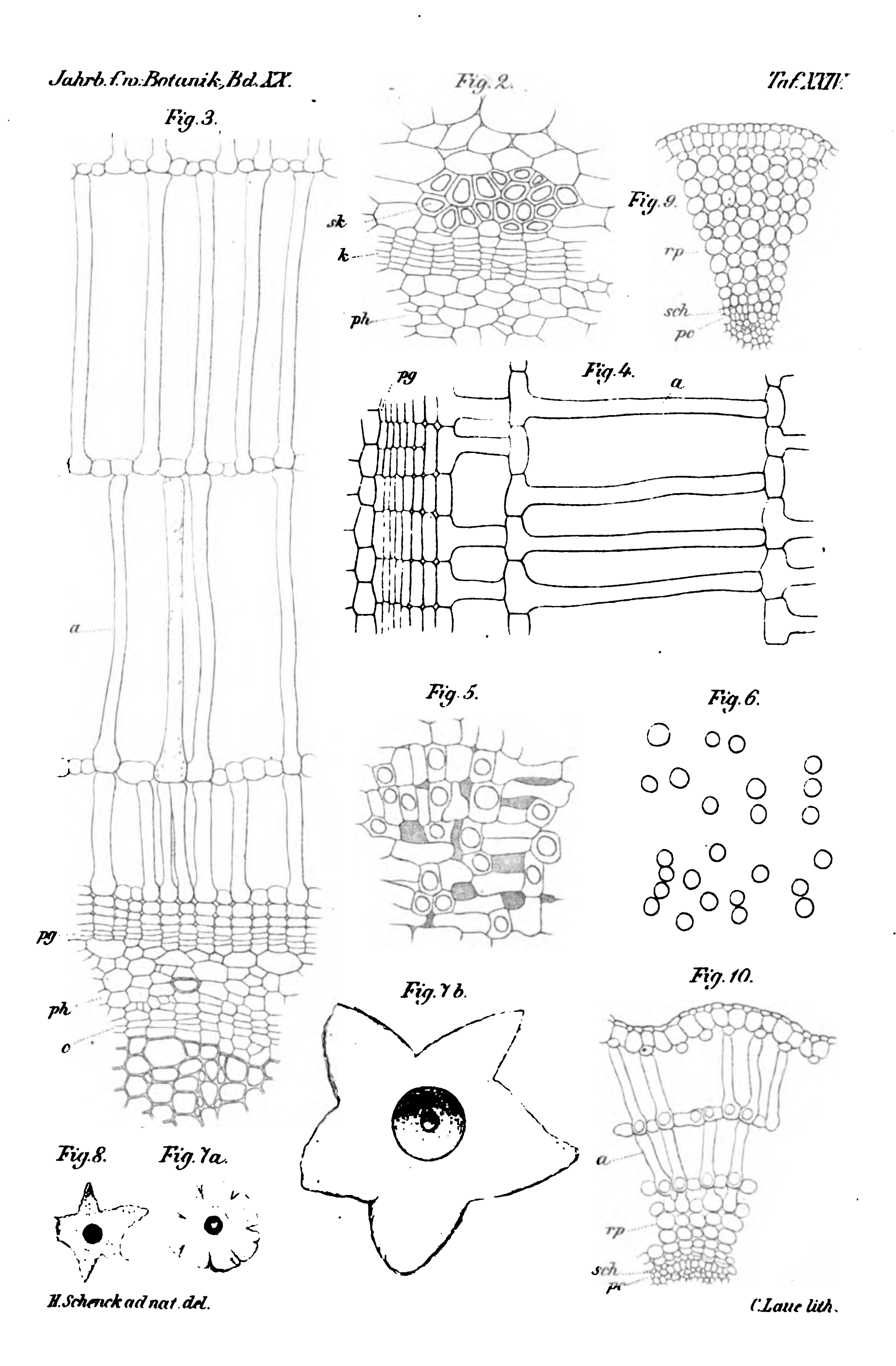




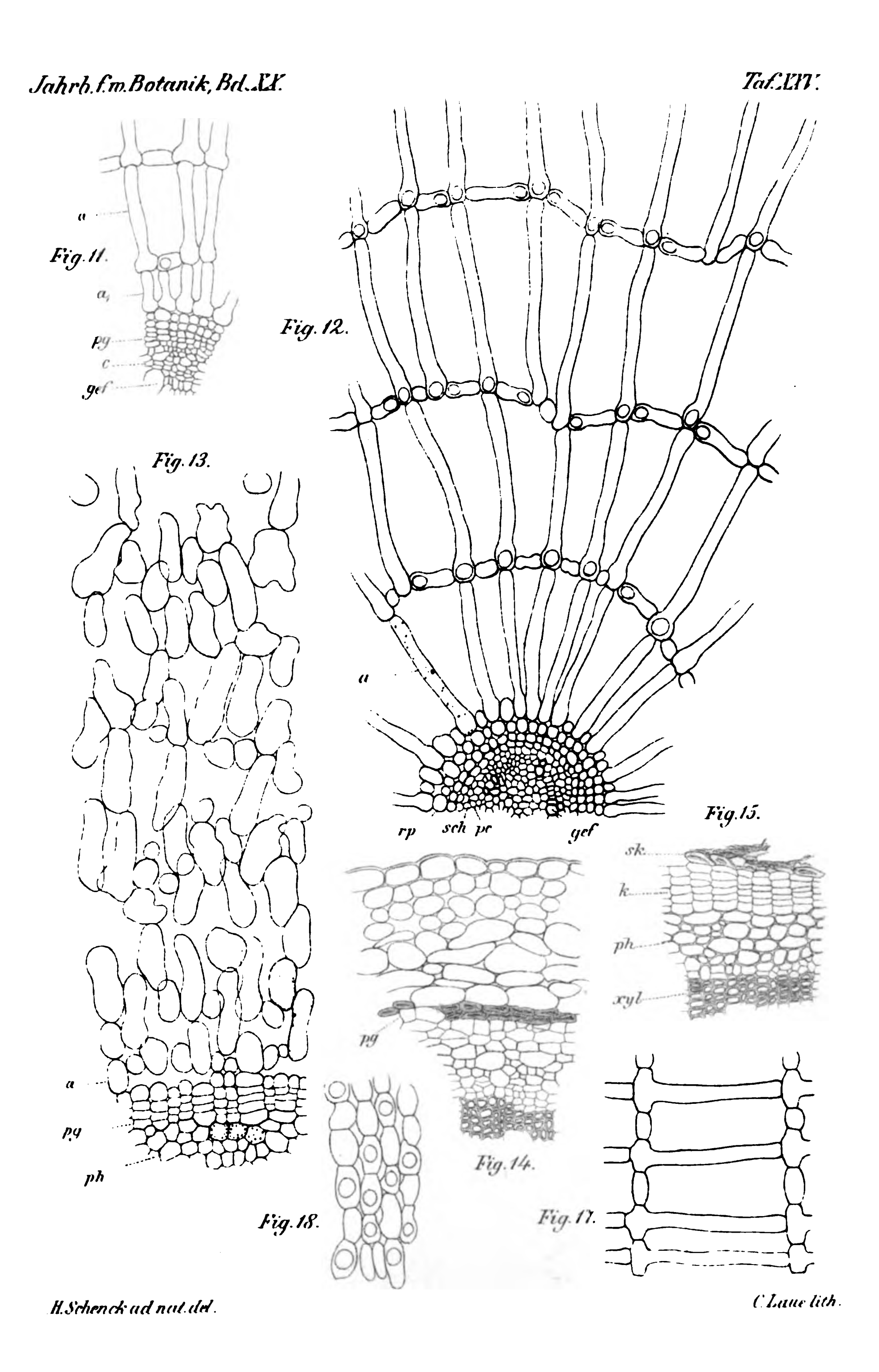
Fr. Johow ad nat. del. C. Laue lith.



H. Schenck ad nat. del. C. Laue lith.

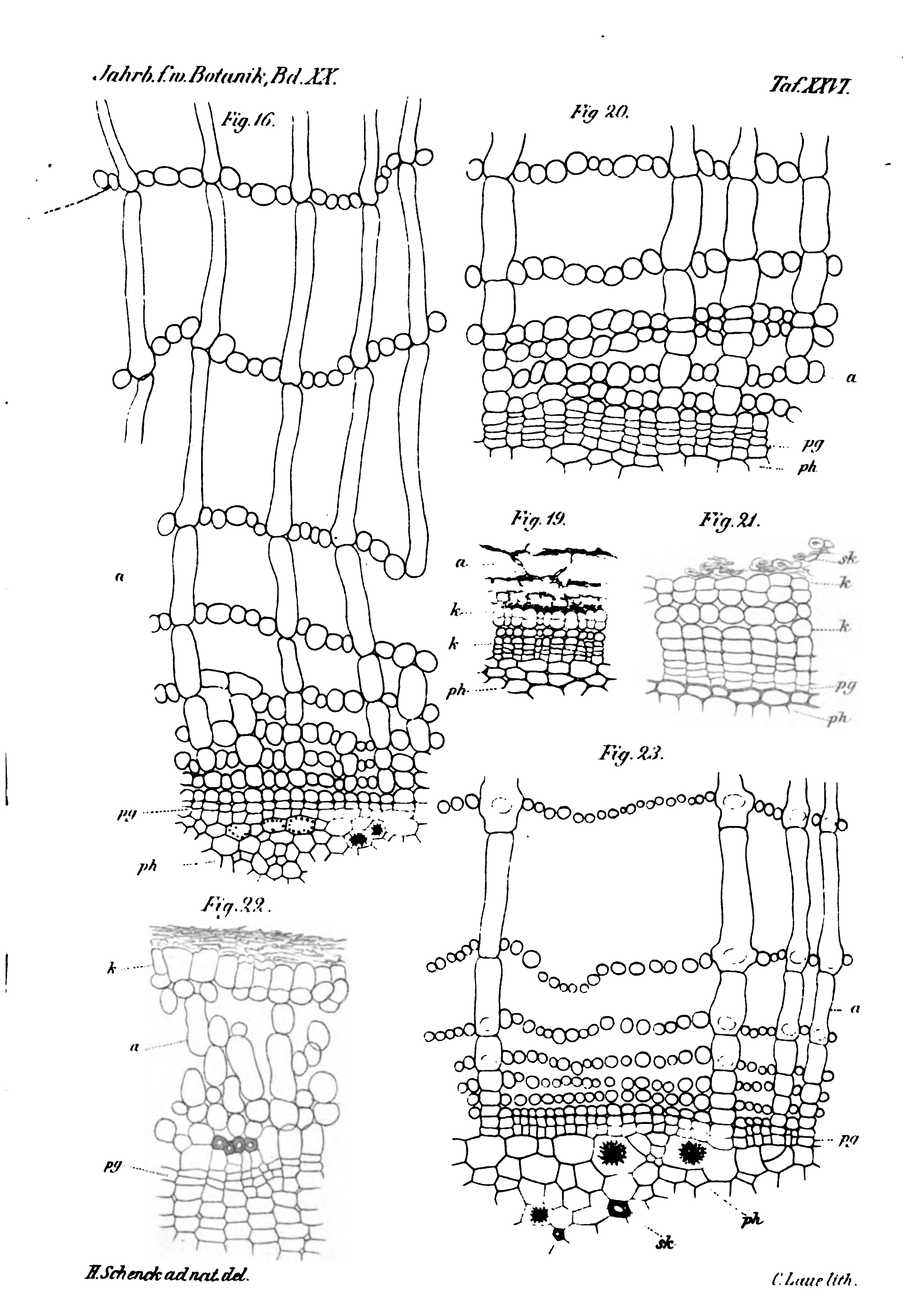


H. Schenck ad nat. del. C. Laue lith.

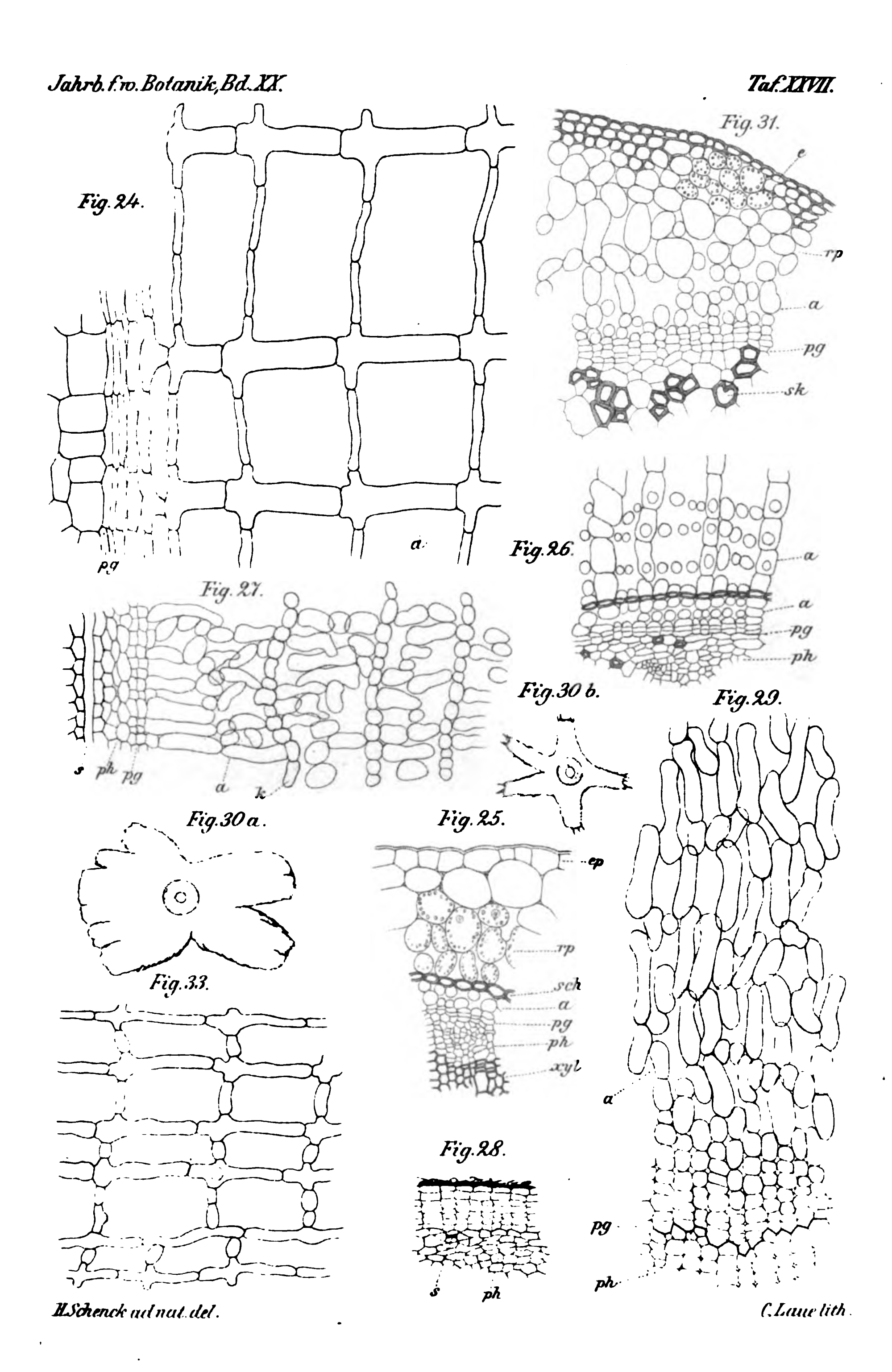


H. Schenck ad nat. del.

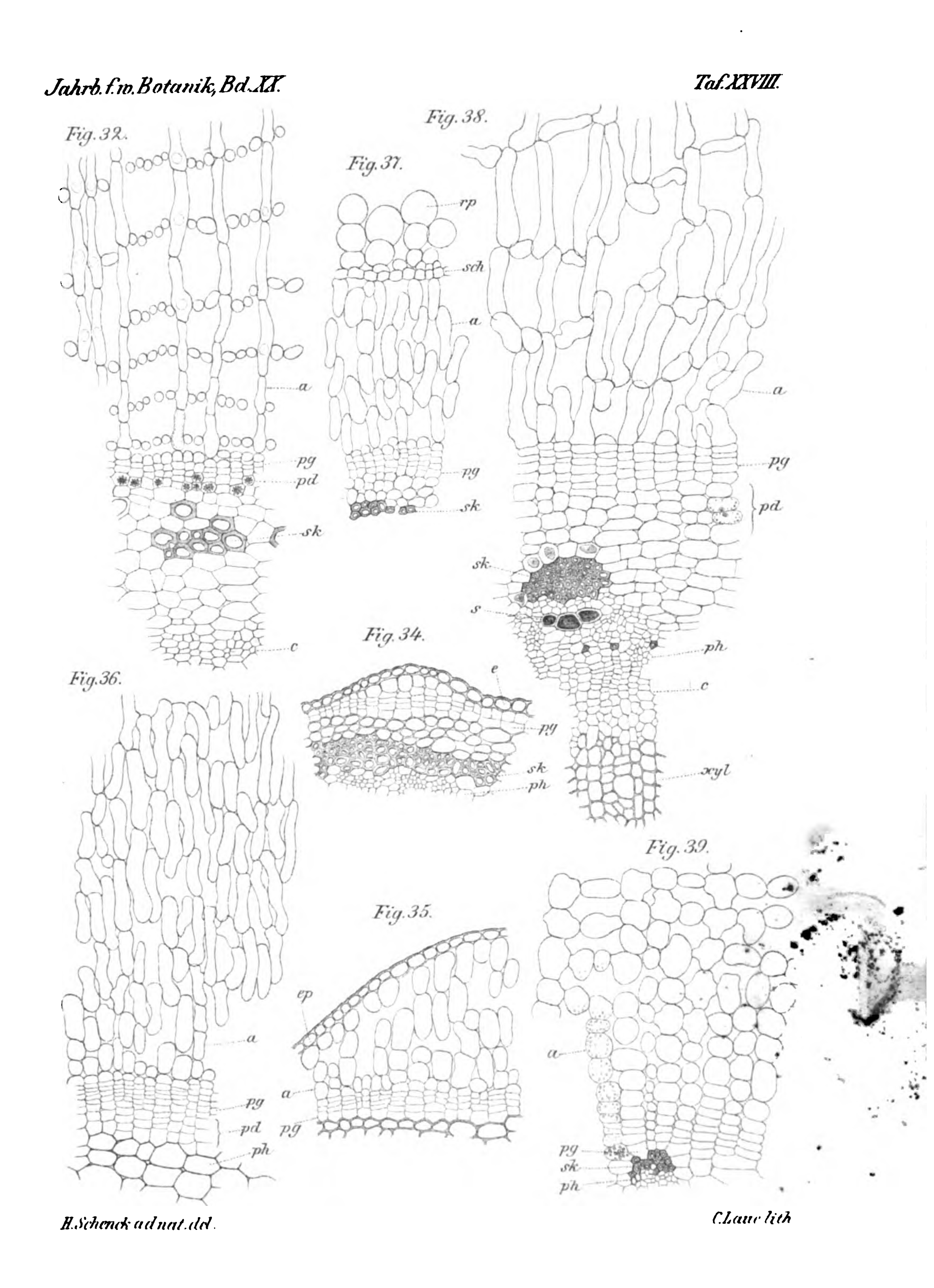
C. Laue lith.



H. Schenck ad nat. del. C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XX.
Taf. XXVII.
Fig. 24.
a
pg
Fig. 31.
e
rp
a
pg
sk
Fig. 26.
a
a
pg
ph
Fig. 27.
s
ph
pg
a
k
Fig. 30 b.
Fig. 29.
Fig. 30 a.
Fig. 25.
ep
rp
sch
a
pg
ph
xyl
Fig. 33.
Fig. 28.
s
ph
a
pg
ph
H. Schenck ad nat. del.
C. Laue lith.





H. Schenck ad nat. del. C. Laue lith.


Digitized by Google

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Namen- und Sachregister

von Band XI—XX.

Bearbeitet

von

A. Zander.

Berlin, 1890.
Verlag von Gebrüder Borntraeger.
Ed. Eggers.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Sachregister.

A.

C.

D.

F.

G.

H.

J.

I.

J.

N.

O.

P.

Q.

R.

T.

W.

X.

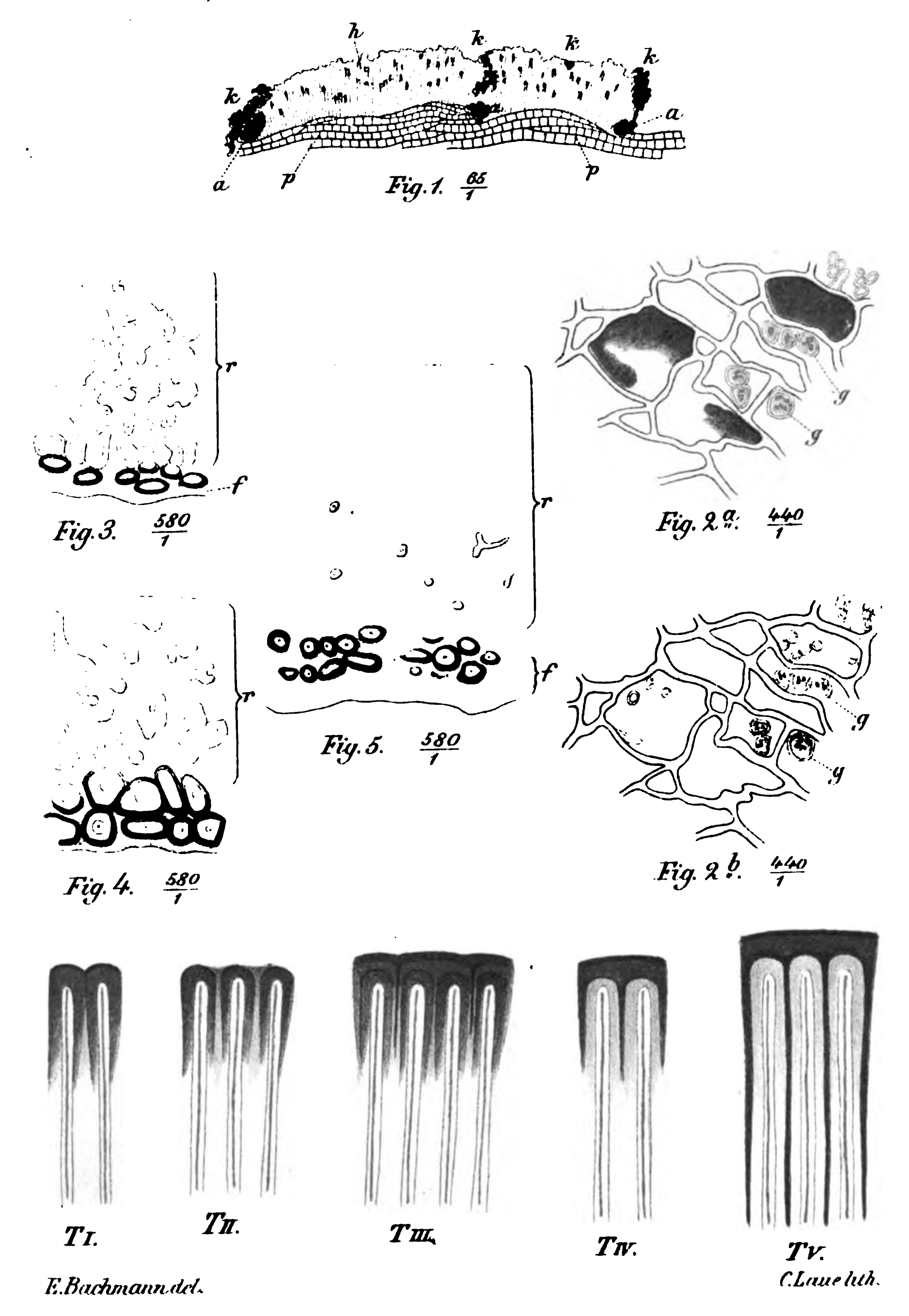


Fig. 1. $\frac{65}{1}$

Fig. 3. $\frac{580}{1}$

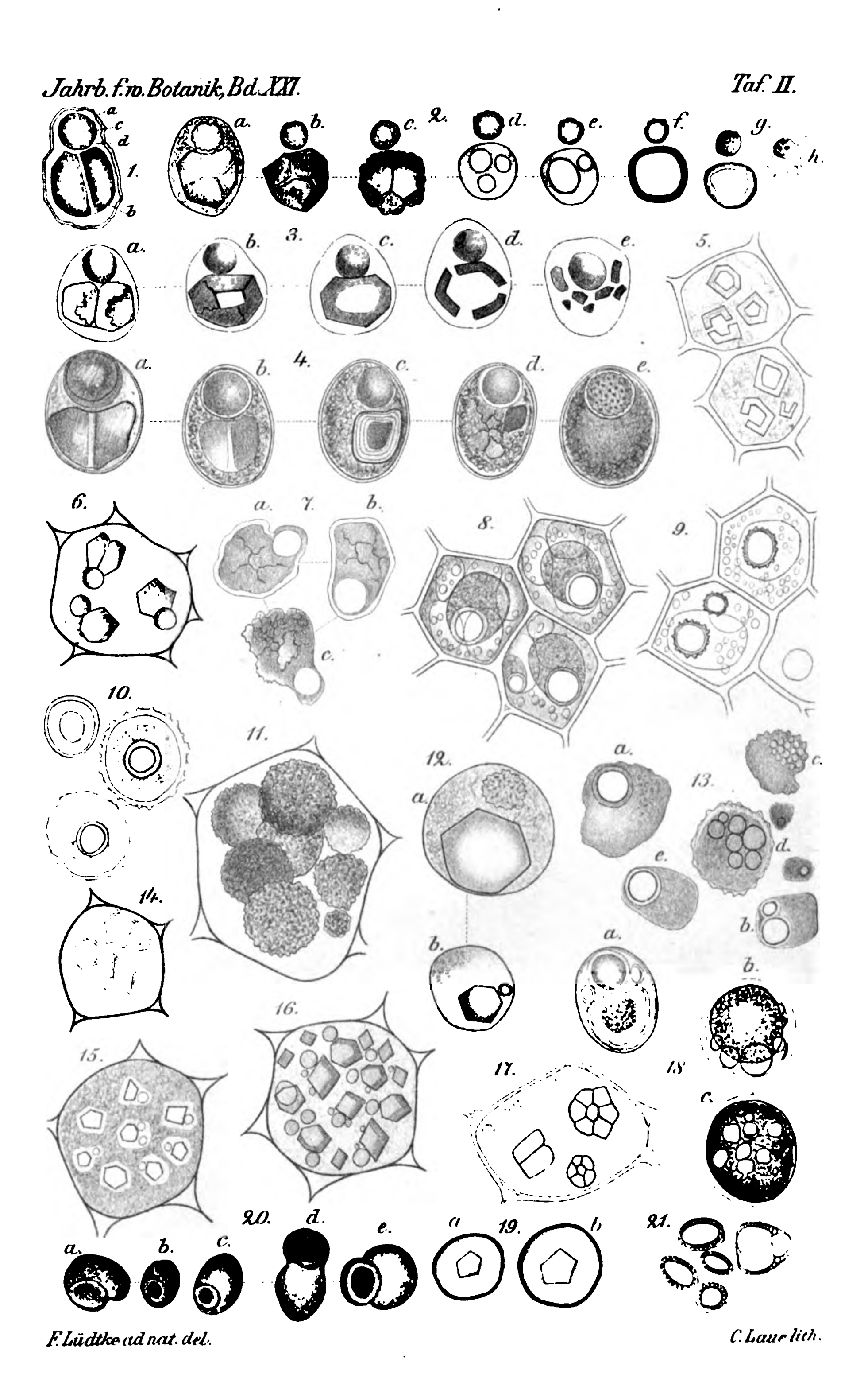
Fig. 2 a. $\frac{440}{1}$

Fig. 5. $\frac{580}{1}$

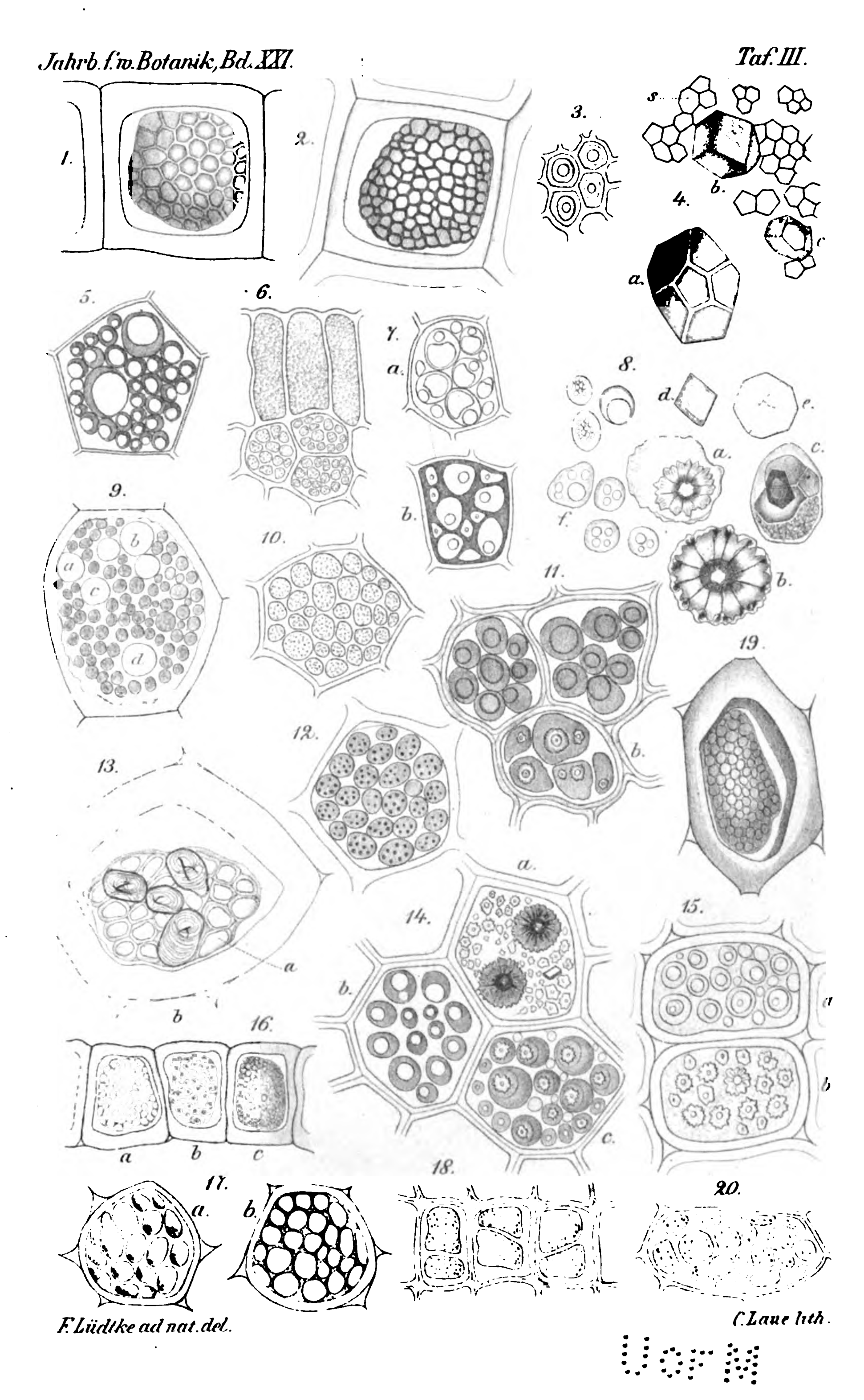
Fig. 4. $\frac{580}{1}$

Fig. 2 b. $\frac{440}{1}$

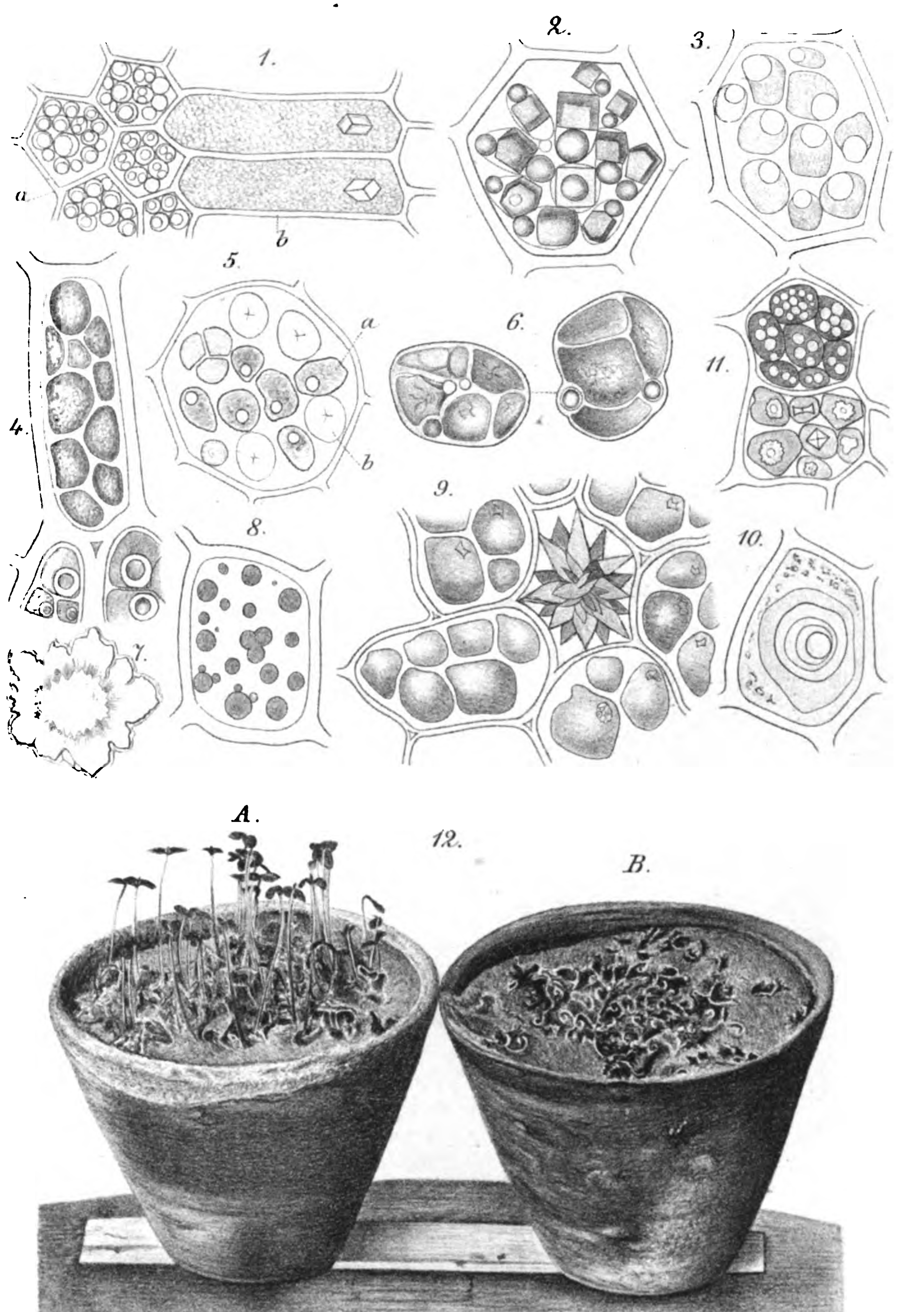
E. Bachmann del. C. Laue lith.



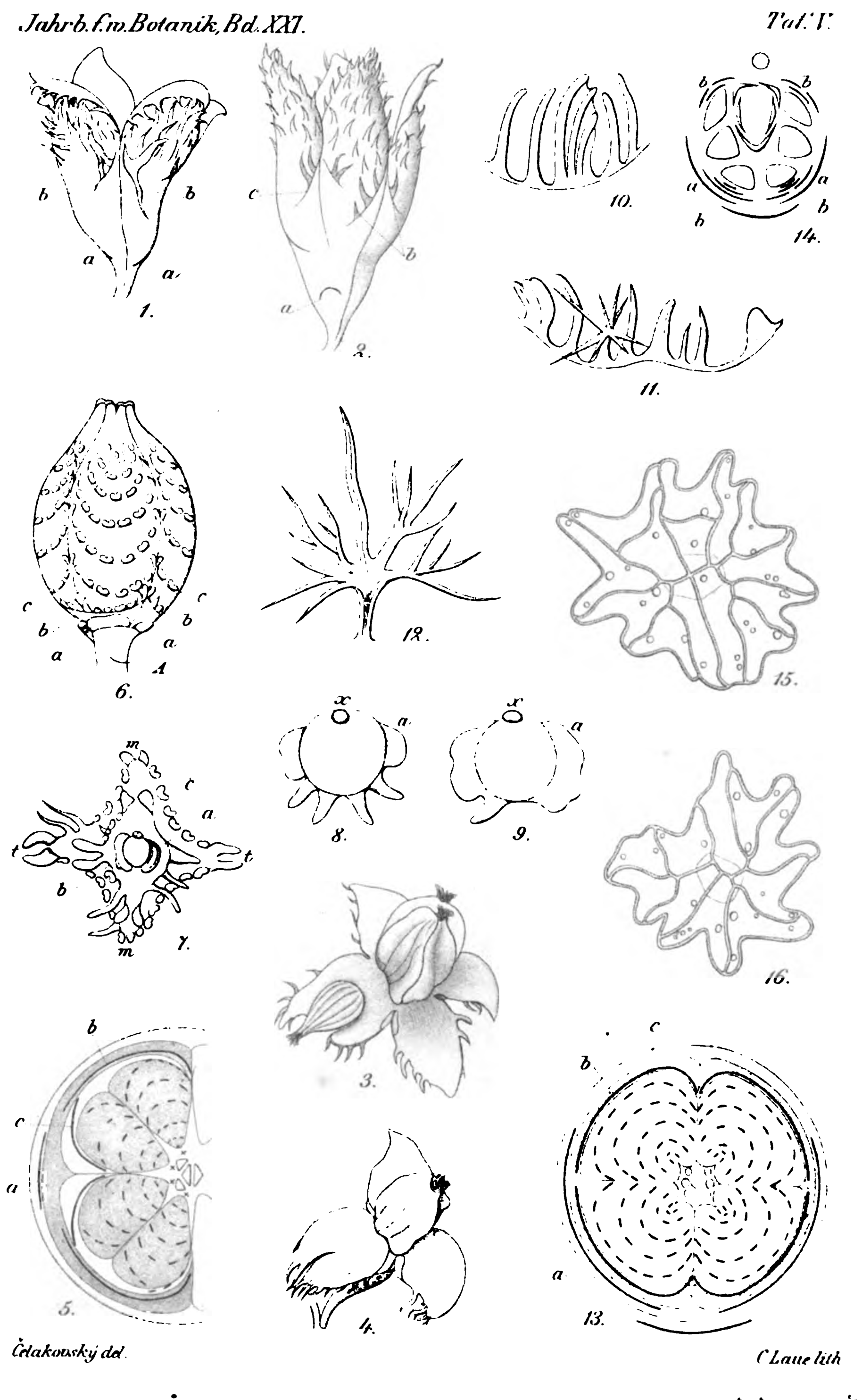
F. Lüdtke ad nat. del. C. Laue lith.



F. Lüdtke ad nat. del. C. Laue lith.


1.
a
b
2.
3.
4.
5.
a
b
6.
7.
8.
9.
10.
11.
A.
12.
B.

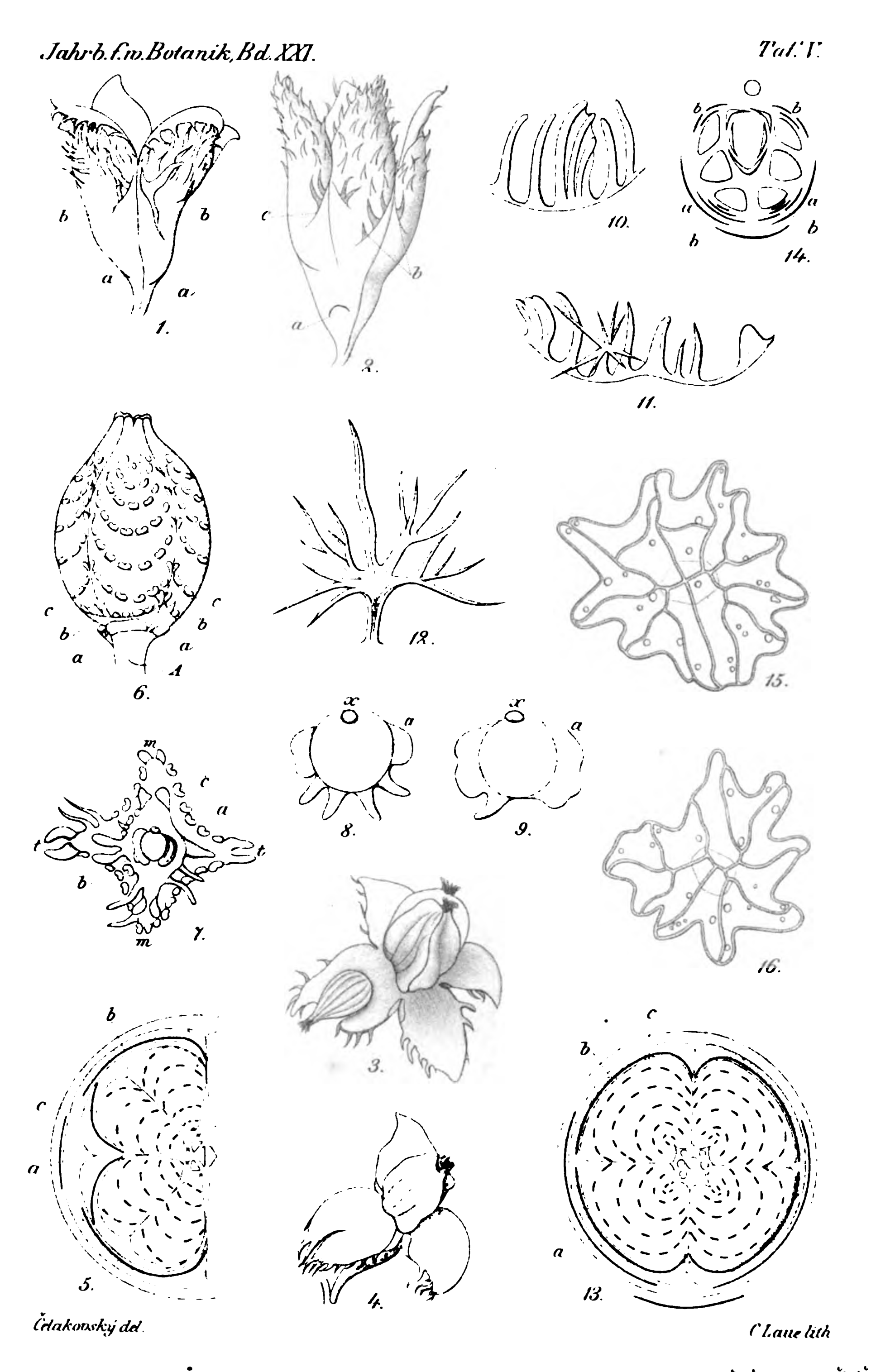




Čelakovský del.

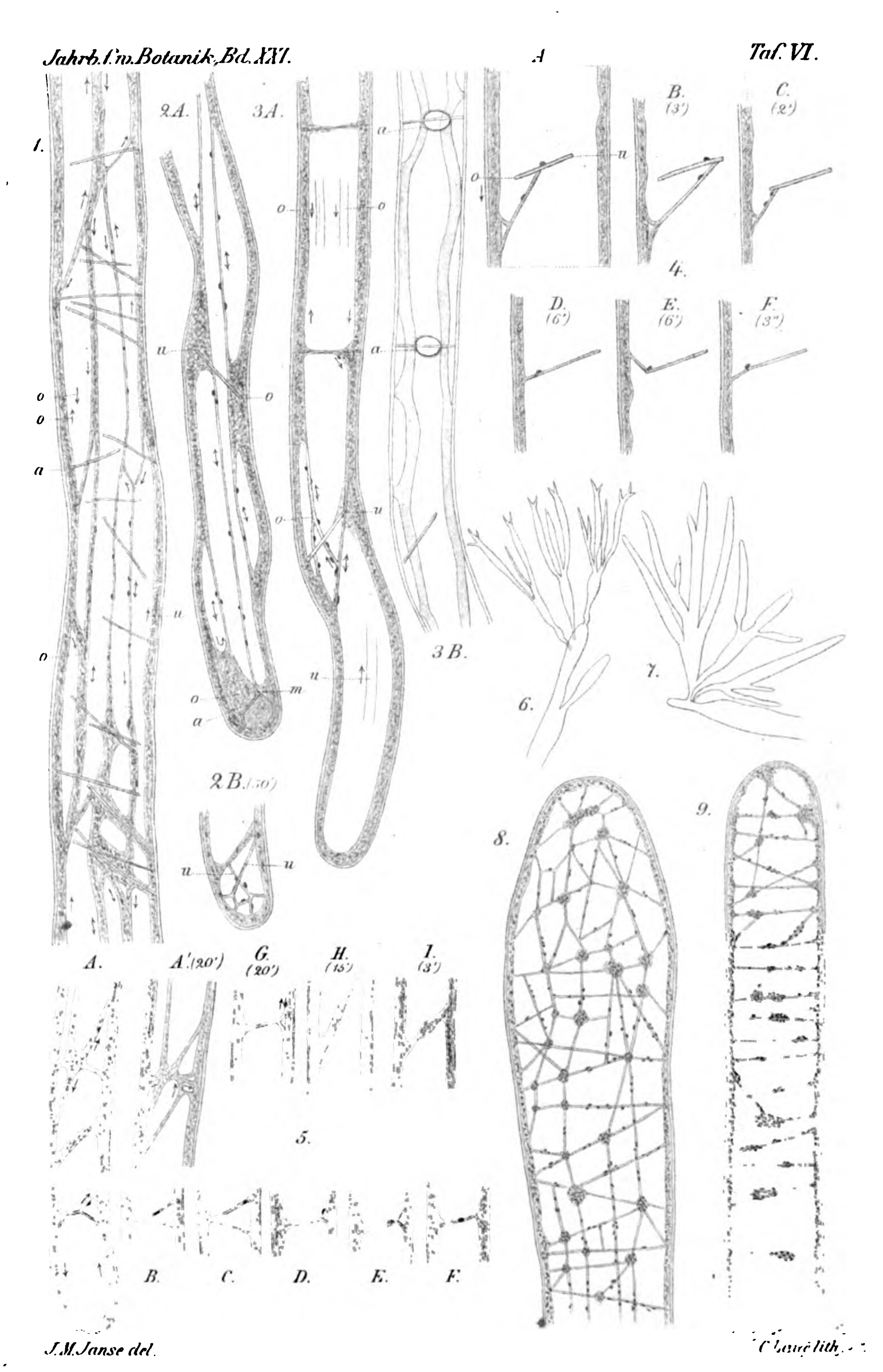
C. Laue lith.



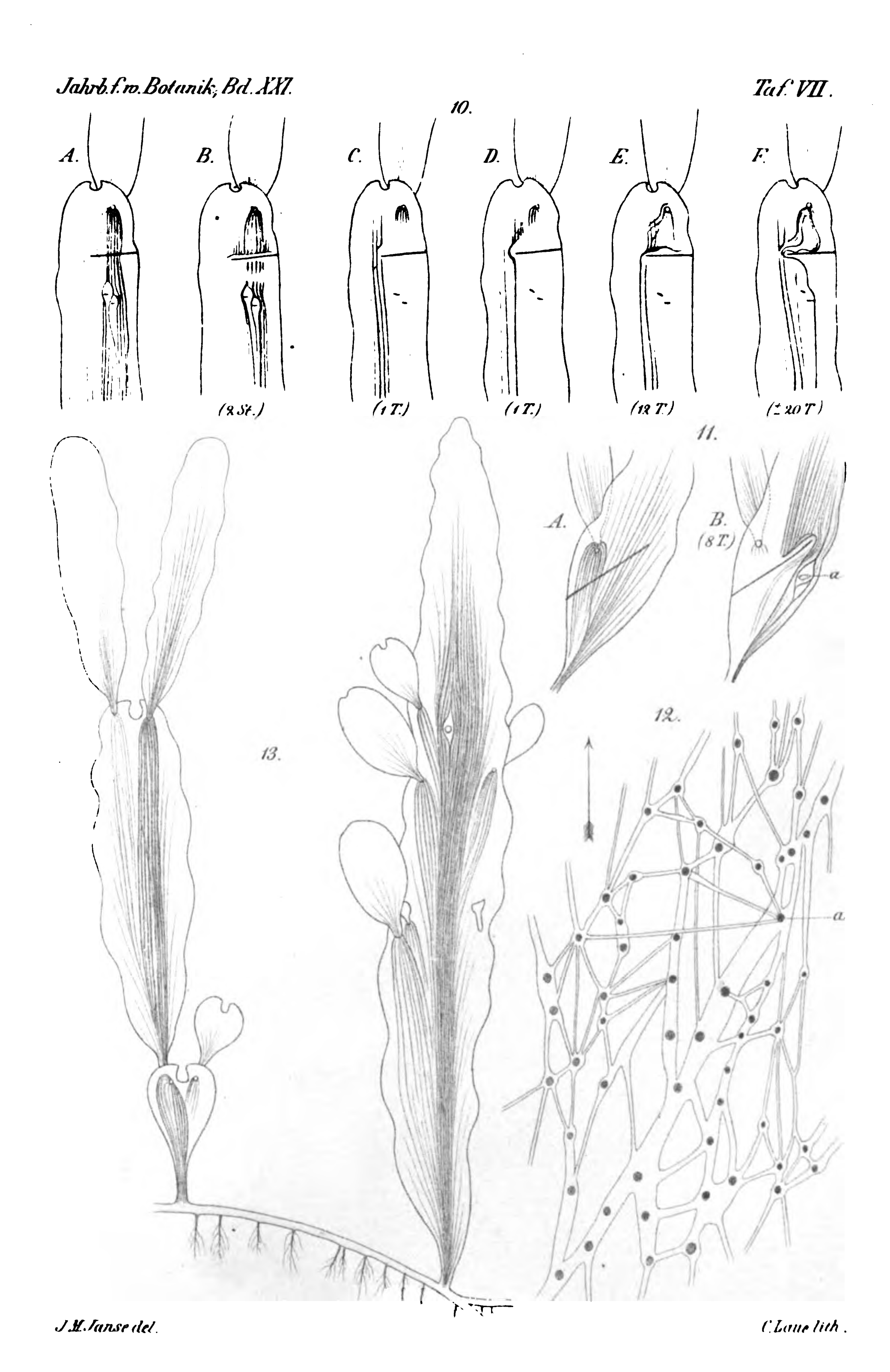


Čelakovský del.

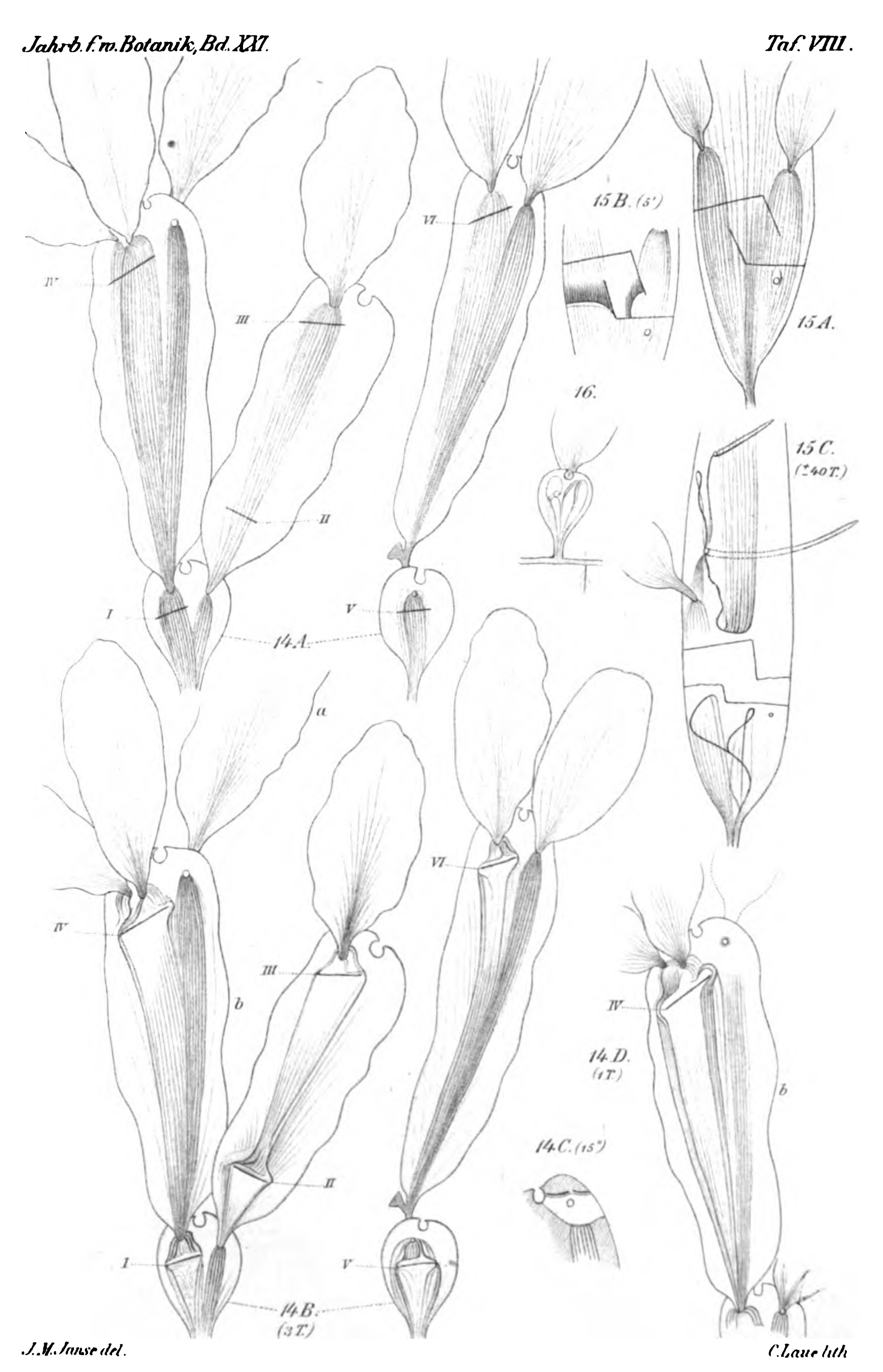
C. Laue lith.



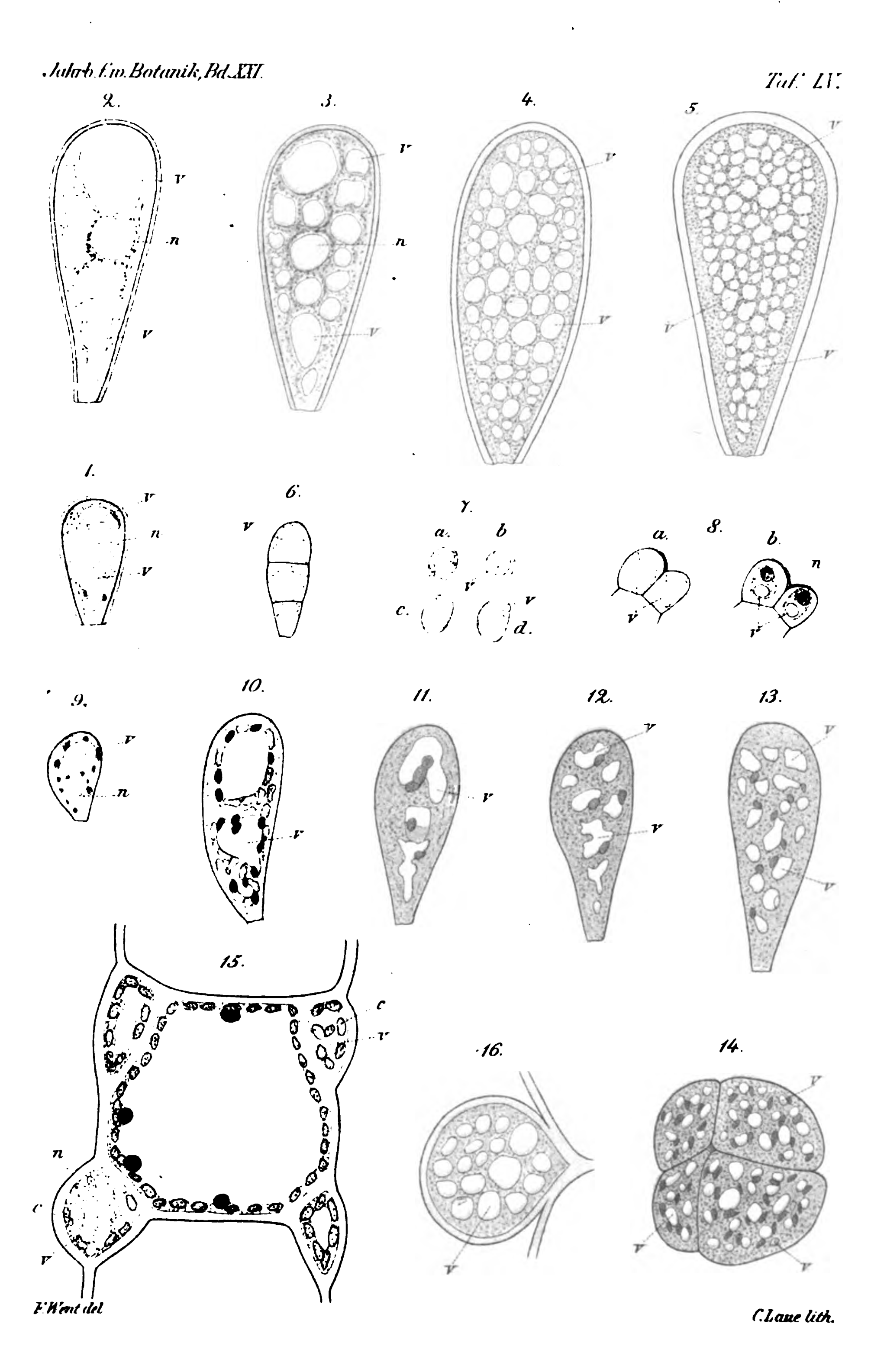
J. M. Janse del. C. Laue lith.

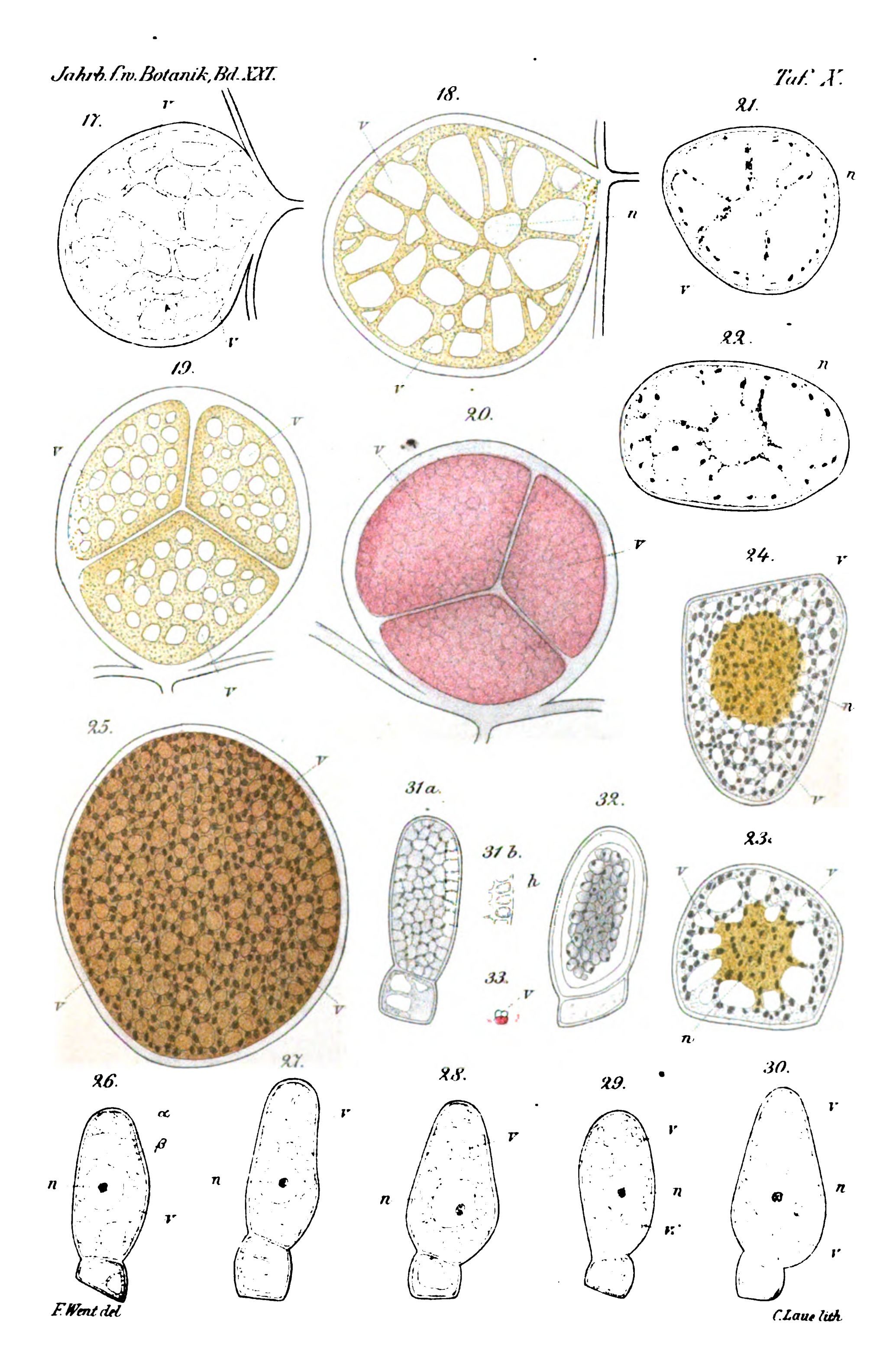


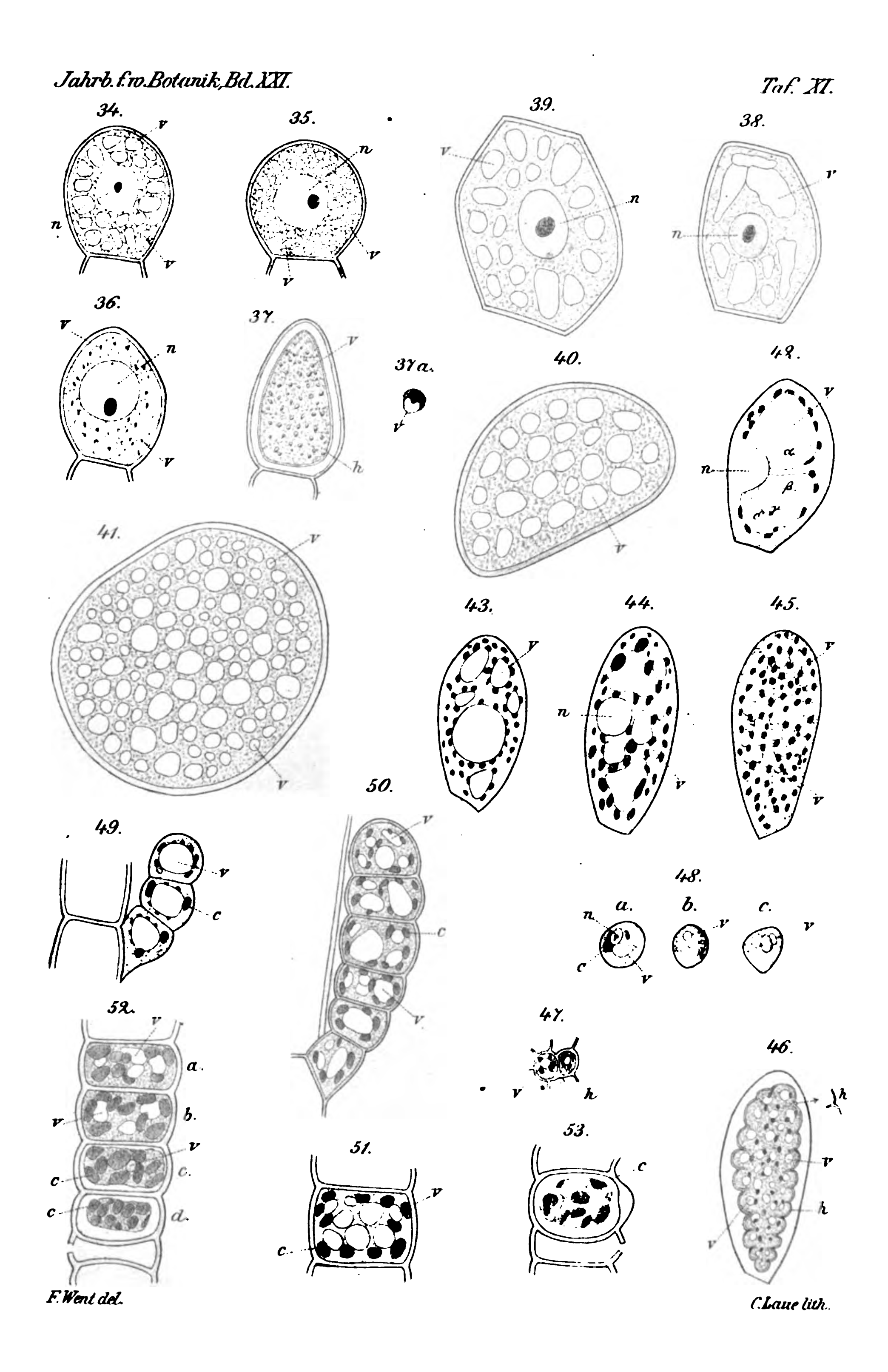
J. M. Janse del. C. Laue lith.



J. M. Janse del. C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXI.
Taf. IV.
2.
3.
4.
5.
1.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
15.
16.
14.
F. Went del.
C. Laue lith.


17.
18.
21.
22.
19.
20.
24.
25.
31 a.
32.
31 b.
33.
23.
26.
27.
28.
29.
30.
F. Went del.
C. Laue lith.


34.
35.
39.
38.
36.
37.
37 a.
40.
42.
41.
43.
44.
45.
50.
49.
48.
a.
b.
c.
52.
47.
46.
51.
53.
F. Went del.
C. Laue lith.

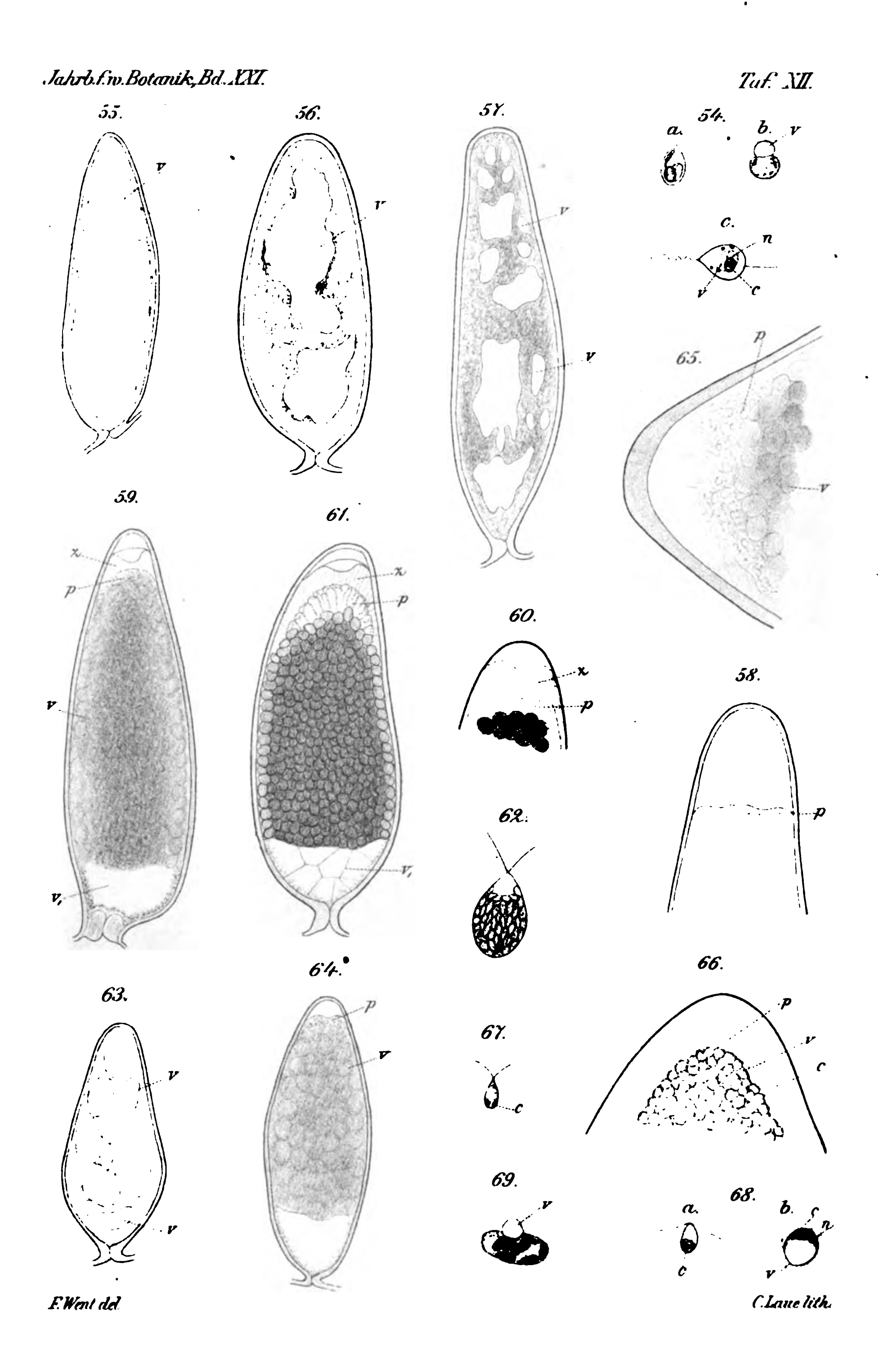

Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXI.
Taf. XII.
55.
56.
57.
54.
a.
b.
v
c.
n
v
c
65.
p
v
59.
61.
x
p
v
v,
60.
x
p
58.
p
62.
63.
64.
p
v
66.
p
v
c
67.
c
69.
v
68.
a.
b.
c
n
c
v
F. Went del.
C. Laue lith.

Fig. 1.

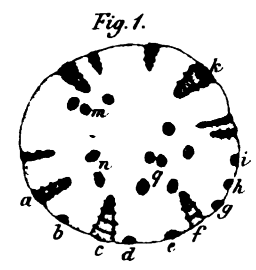


Fig. 2.



Fig. 3.

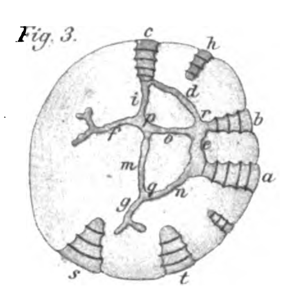


Fig. 4.

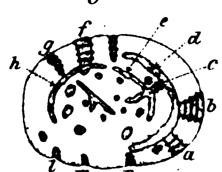


Fig. 5.

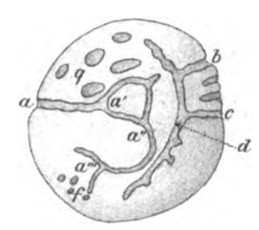


Fig. 6.



Fig. 7.

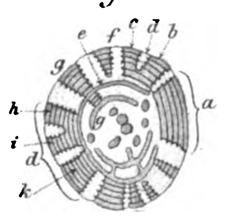


Fig. 8.

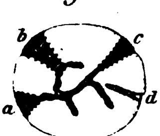


Fig. 9.



Fig. 10.

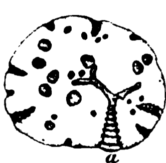


Fig. 11.

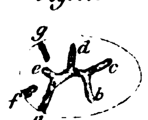


Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 16.

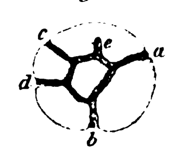
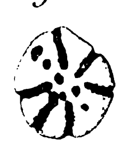


Fig. 17.





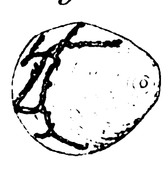


Fig. 15.

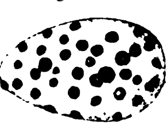


Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.

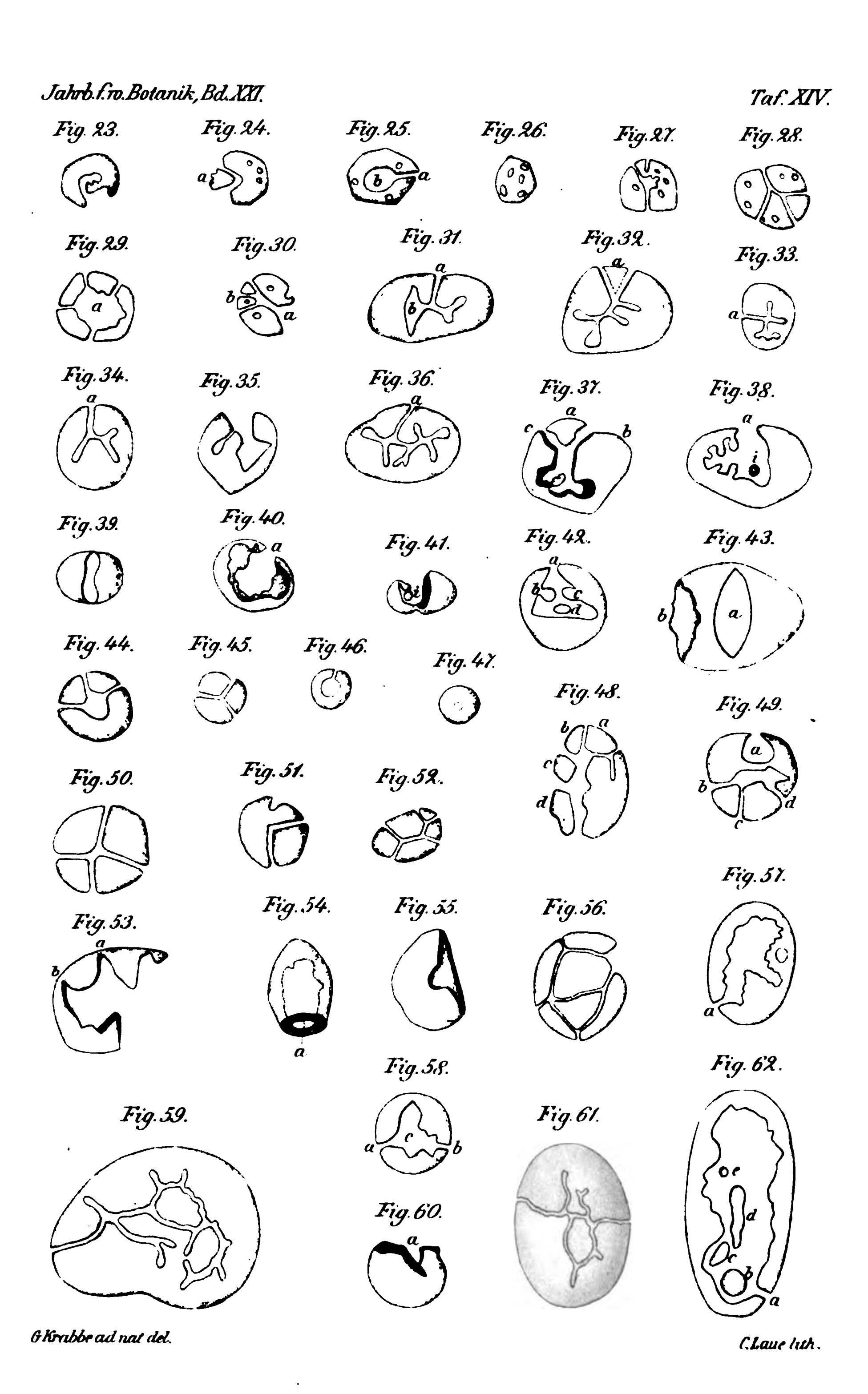


Fig. 22.

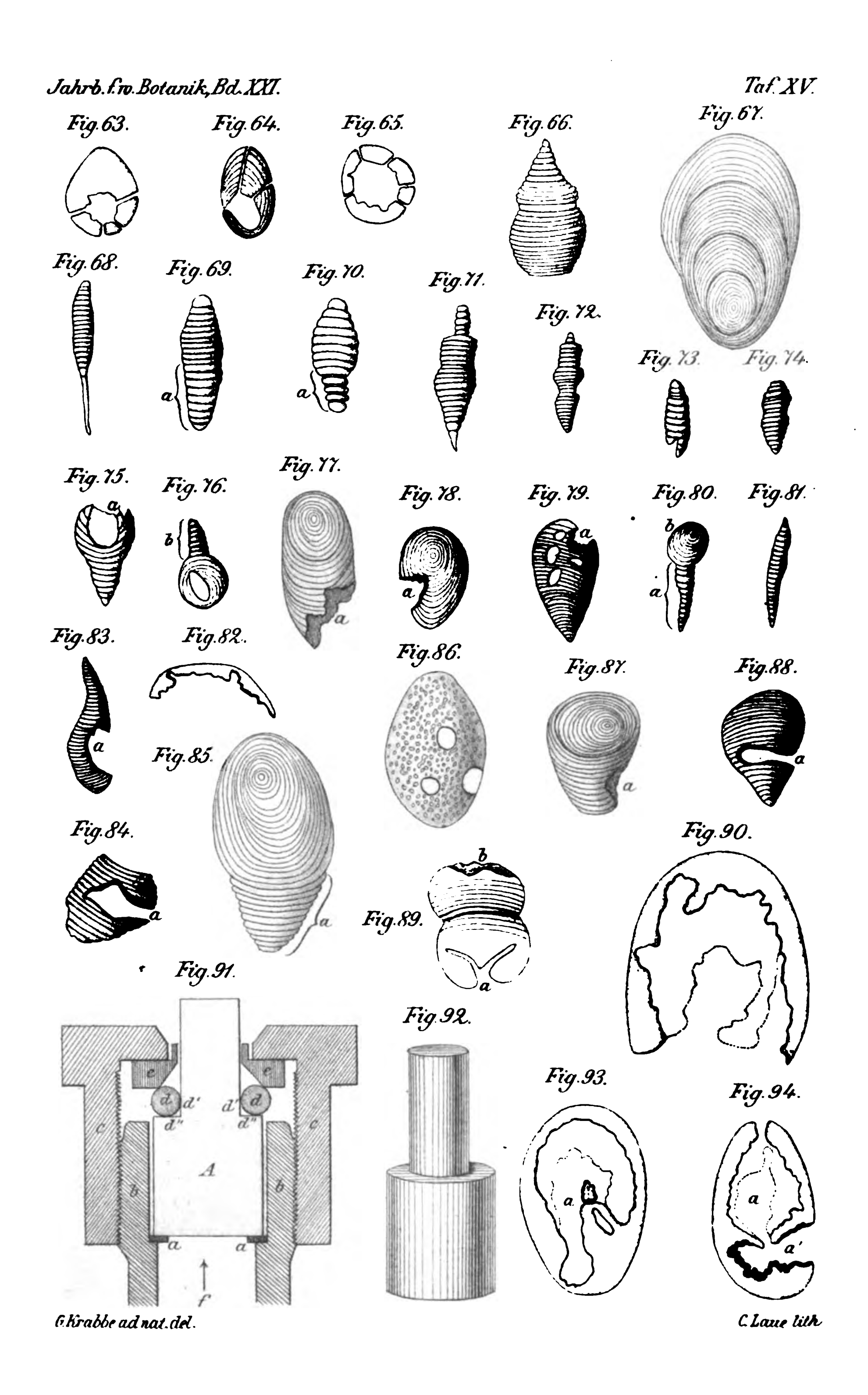


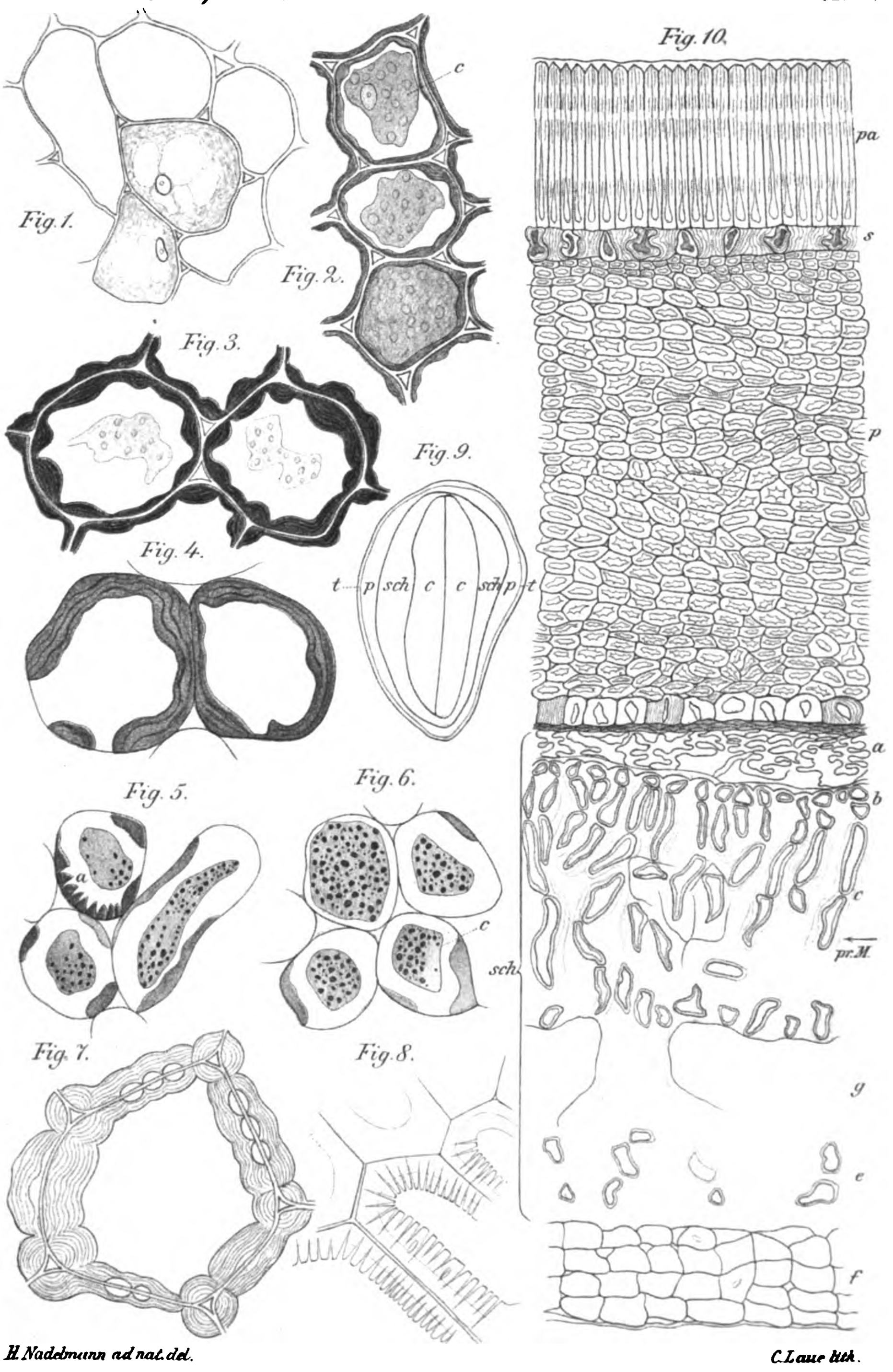
G. Krabbe ad nat. del.

C. Laue lith.

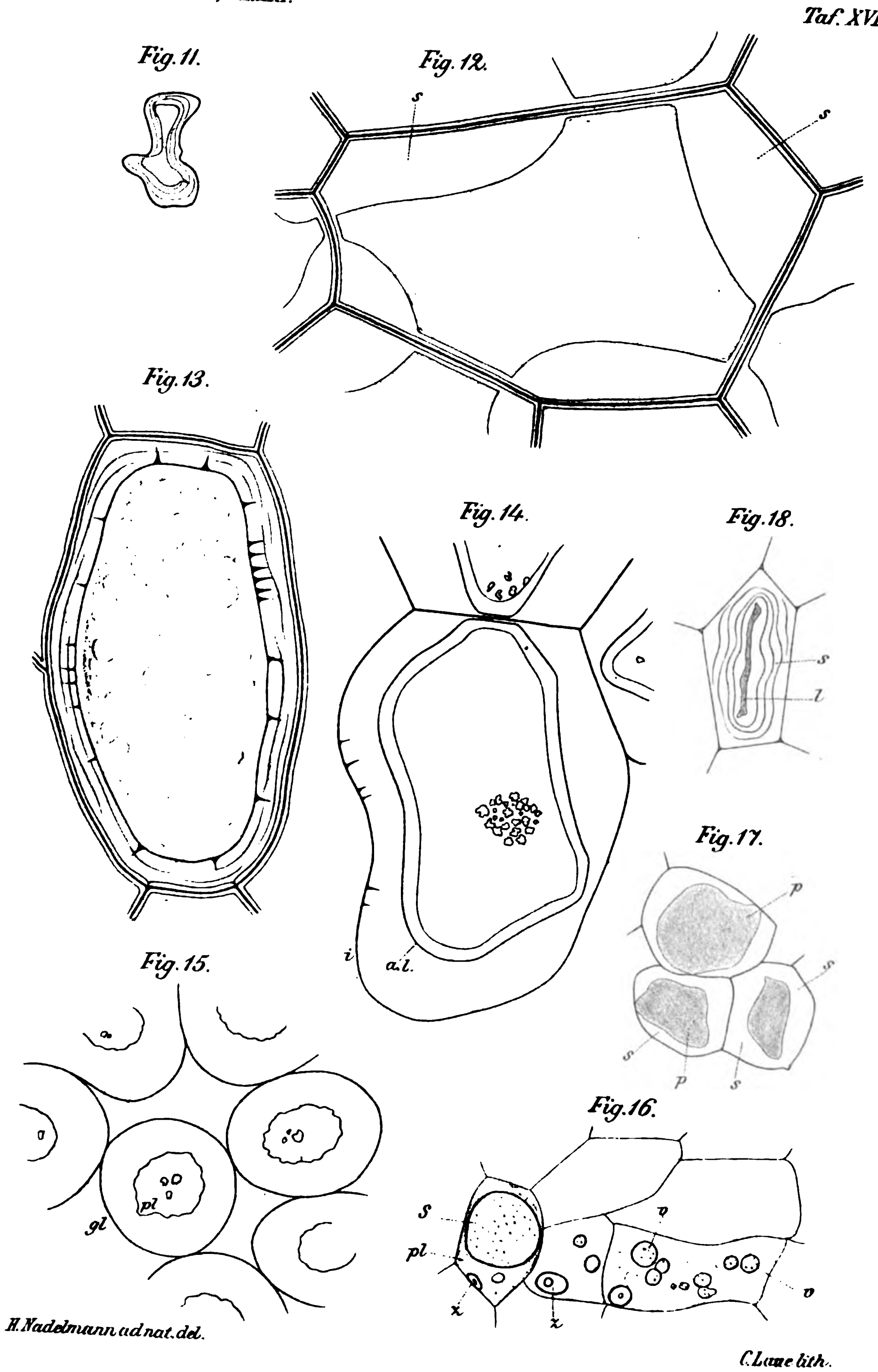


G. Krabbe ad nat. del. C. Laue lith.


Fig. 63.
Fig. 64.
Fig. 65.
Fig. 66.
Fig. 67.
Fig. 68.
Fig. 69.
Fig. 70.
Fig. 71.
Fig. 72.
Fig. 73.
Fig. 74.
Fig. 75.
Fig. 76.
Fig. 77.
Fig. 78.
Fig. 79.
Fig. 80.
Fig. 81.
Fig. 82.
Fig. 83.
Fig. 84.
Fig. 85.
Fig. 86.
Fig. 87.
Fig. 88.
Fig. 89.
Fig. 90.
Fig. 91.
Fig. 92.
Fig. 93.
Fig. 94.
a
b
c
d
d'
d"
e
f
A
a'
G. Krabbe ad nat. del.
C. Laue lith.

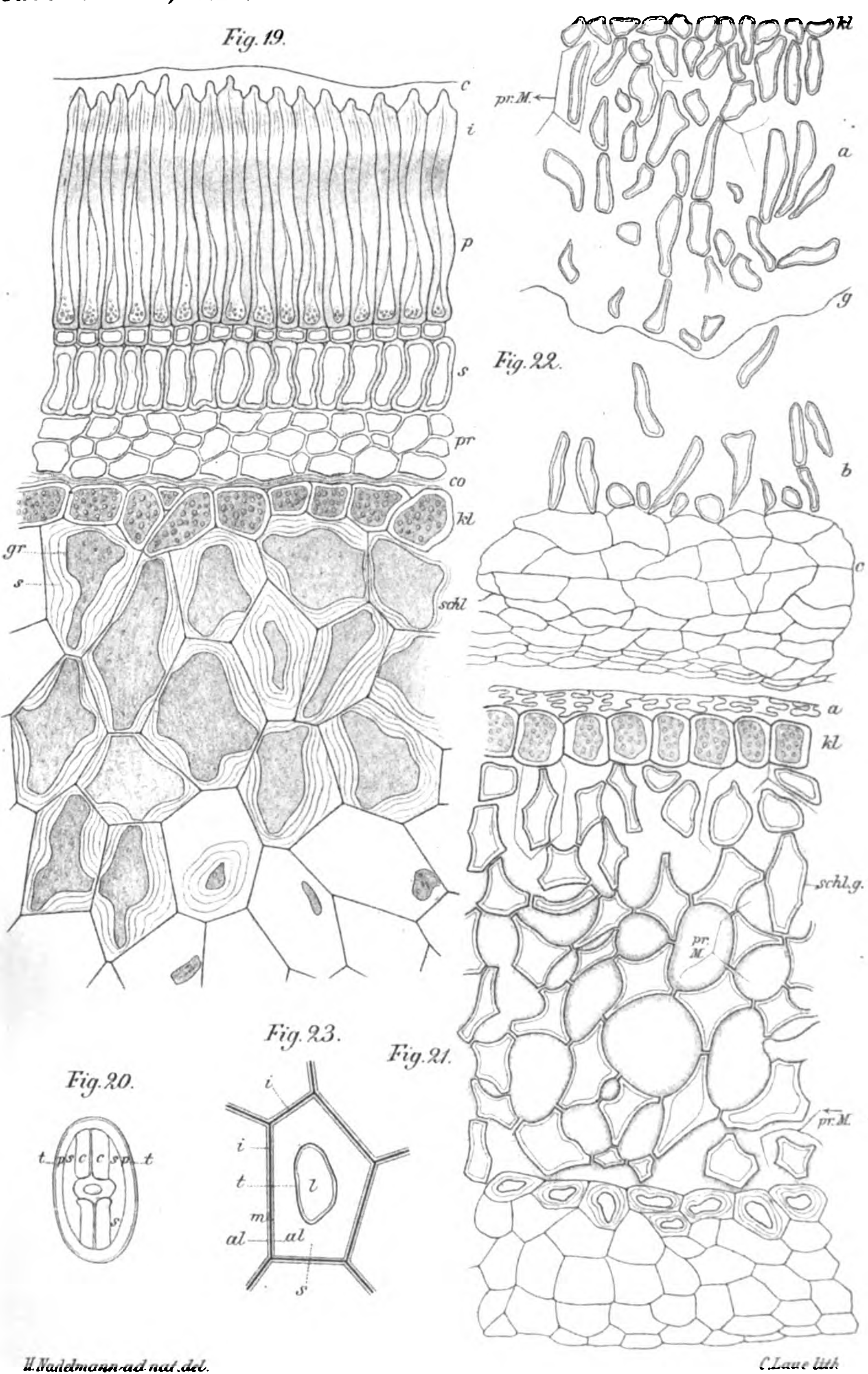


H. Nadelmann ad nat. del. C. Laue lith.



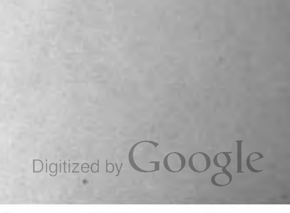
H. Nadelmann ad nat. del.

C. Laue lith.



H. Nadelmann ad nat. del.

C. Laue lith.


Digitized by Google

113

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Einundzwanzigster Band. Viertes Heft.

Mit 6 lithographirten Tafeln.

Berlin, 1890.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Inhalt des vorliegenden 4. Heftes, Band XXI.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 u. 3. Band XXI.

Correspondenten und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntnissnahme, dass meine gegenwärtige Adresse ist:

Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.

Pringsheim.

Um dem **Botanischen Jahresbericht** die möglichste Vollständigkeit geben zu können, richte ich an die Herren Autoren die Bitte um gefällige schleunige Zusendung ihrer Arbeiten, namentlich auch der Sonderdrucke der Zeitschriften, entweder direct an mich oder auf dem Buchhändlerwege an die Verlagsbuchhandlung der **Gebrüder Borntraeger in Berlin.**

Dr. E. Köhne in Berlin-Friedenau.

Diesem Heft liegt bei 1 Prospekt der Verlagsbuchhandlung über: **„Warming's Handbuch der systematischen Botanik".**

Druck von G. Bernstein in Berlin.